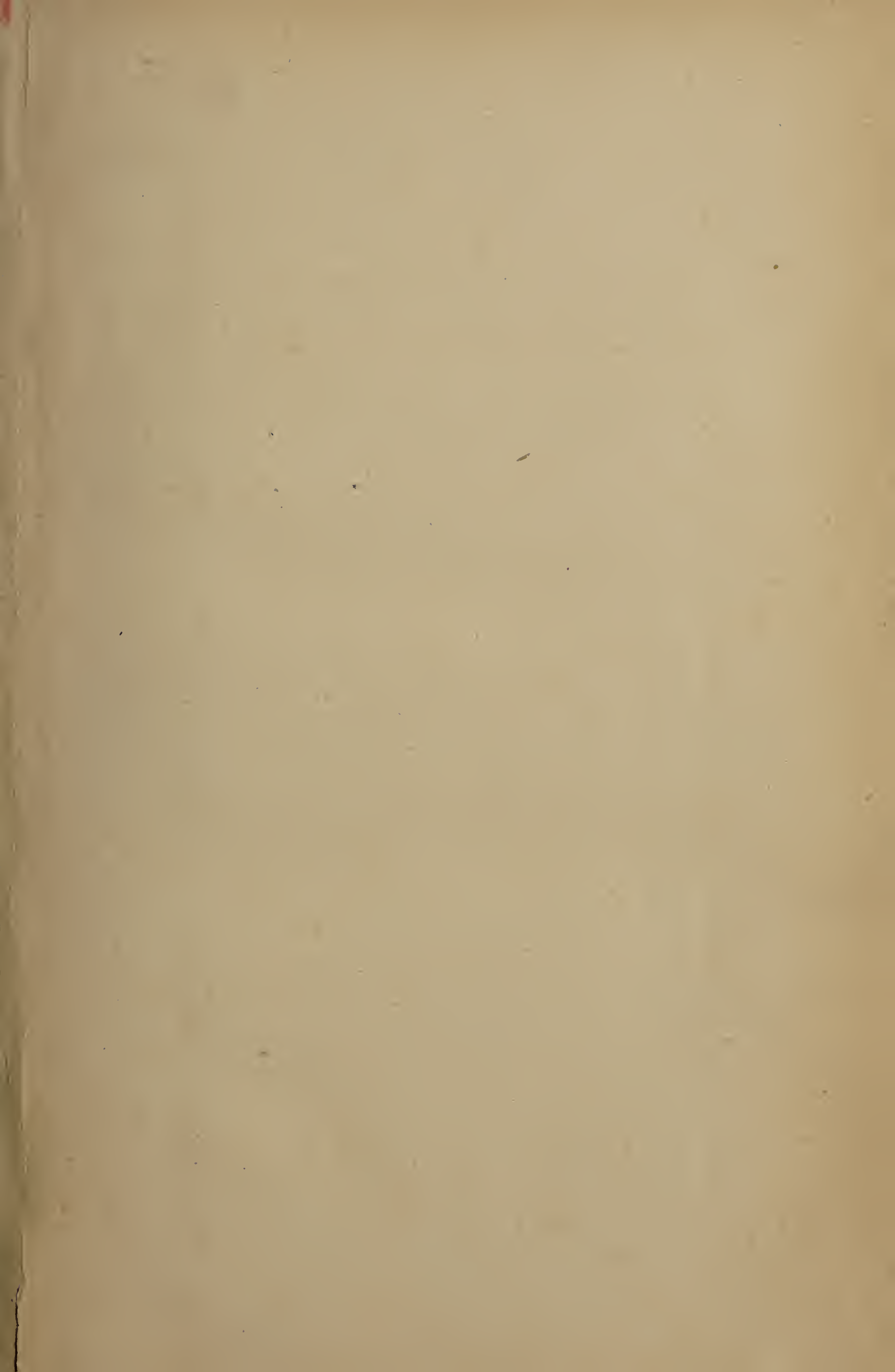
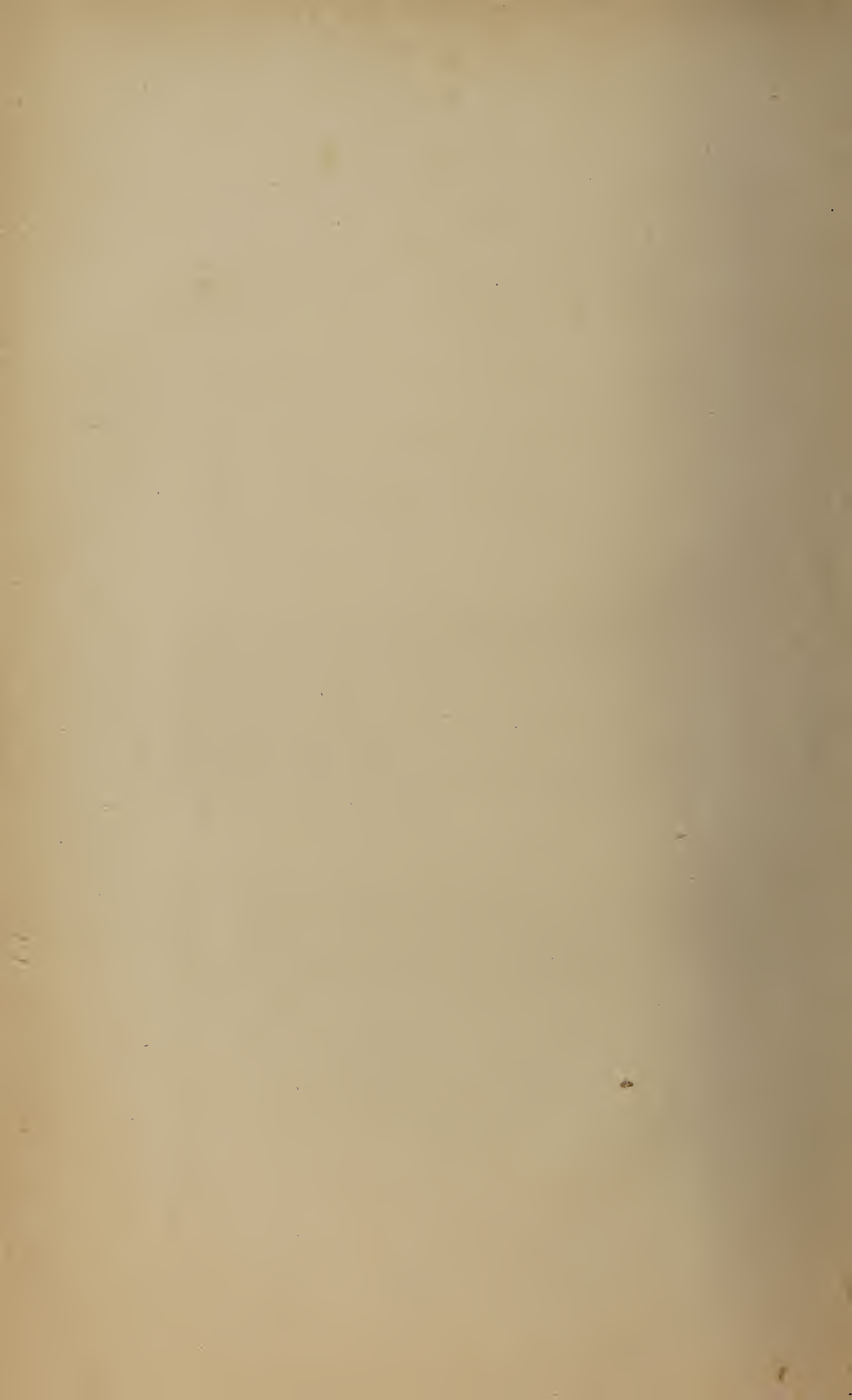






GRUNDRISS

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

WIRBELTHIERE

FÜR STUDIERENDE BEARBEITET

VON

DR. ROBERT WIEDERSHEIM,

PROFESSOR DER ANATOMIE UND DIRECTOR DES ANATOMISCHEN UND VERGL. ANATOMISCHEN INSTITUTES DER UNIVERSITÄT FREIBURG I. B.

MIT 225 HOLZSCHNITTEN.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1884.

Herrn

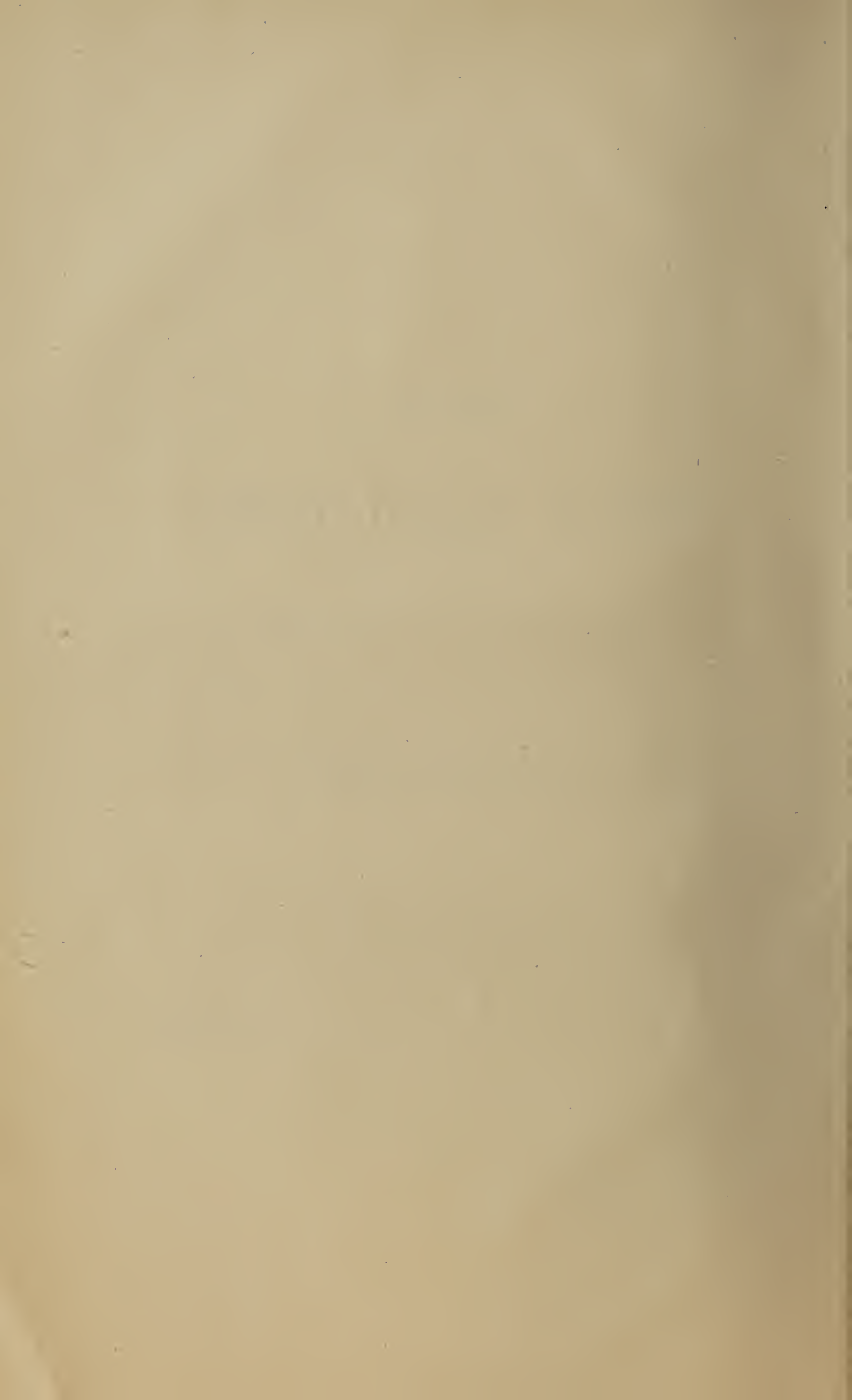
Professor August Gruber

in Freiburg i. B.

freundschaftlichst gewidmet

vom

Verfasser.



Vorwort.

Wenn sich auch mein in den Jahren 1882—83 erschienenes Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere nach mancher Richtung hin als brauchbar erwiesen haben sollte, so bin ich mir doch wohl bewusst, dass dies nach einer Seite hin nicht der Fall gewesen ist. Es ist, wenn ich mich so ausdrücken darf, kein Studentenbuch geworden. Dazu war das zusammengebrachte, wissenschaftliche Material, wie das bei der ersten Bewältigung eines ausgedehnten Stoffes nur allzuleicht zu geschehen pflegt, zu wenig gesichtet, d. h. Wichtiges und Nebensächliches zu wenig auseinander gehalten und auch die da und dort eingeflochtenen Discussionen mögen für den Gang der Darstellung nicht überall förderlich gewesen sein.

So entstand in mir der Gedanke, bevor ich in einer zweiten Auflage jene Fehler verbessern könnte, an die Abfassung eines ganz neuen, in einem kleineren Rahmen sich bewegenden Buches heranzutreten. Dabei folgte ich dankbar und gerne dem Rathe meines Herrn Verlegers, nach dem Vorgange anderer Autoren, durch verschiedenen Schriftcharacter den Grundtext von dem mehr Nebensächlichen zu scheiden und so den Stoff für den Anfänger zu einem durchsichtigeren zu gestalten.

Aus diesem Grund habe ich mich auch auf die allernöthigsten Abbildungen beschränken zu sollen geglaubt, so dass ich nur etwa ein Drittel der früheren und nur eine kleine Zahl von neuen Figuren aufgenommen habe.

Als wesentliche Verbesserung dem ersten Buche gegenüber dürften die mit grösserer Sorgfalt ausgeführten, farbigen Gefäss-

bilder anzusehen sein; ferner habe ich nicht versäumt, auf Grund der in den letzten zwei Jahren erschienenen, grossen Fachlitteratur überall den neuesten wissenschaftlichen Standpunkt zu vertreten und so manche Capitel, wie z. B. die Wirbeltheorie des Schädels, sowie gewisse Abschnitte des Integumentes, des Nervensystems und der Sinnesorgane gänzlich umzuarbeiten.

Dass ich dabei die Autorennamen aus dem Text weggelassen, dagegen jedem Capitel eine kurze Litteratur-Uebersicht angefügt habe, dürfte sich als nicht unpraktisch erweisen.

Im Uebrigen aber verfolgt dieses neue Buch dieselbe Idee, wie das frühere. Hier wie dort war ich bestrebt, den Leser, und vor Allem den Studirenden der Medicin, zu einer wissenschaftlichen Auffassung der Anatomie hinzuleiten und ihm den innigen Zusammenhang aller biologischen Disciplinen zu klarem Bewusstsein zu bringen.

Freiburg i/B. im Juli 1884.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichniss.

Specieller Theil.

Uebersicht

über

grössere Werke der vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte im Allgemeinen.

F. M. Balfour, *Handbuch der vergl. Embryologie. Deutsch von* B. Vetter. *2 Bände. Jena 1881.*

Derselbe, *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.*

M. Foster & F. M. Balfour, *Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere. Deutsch von N. Kleinenberg. Leipzig 1876.*

A. Götte, *Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.*

O. Hertwig, *Die Coelomtheorie. Jena 1881.*

A. Kölliker, *Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1880.*

Bronn's *Classen und Ordnungen des Thierreiches. Am vollständigsten durchgearbeitet sind bis jetzt die Amphibien und Reptilien von* C. K. Hoffmann.

E. Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen. 2 Bde. Berlin 1866.*

T. H. Huxley, *Lectures on the elements of comparative anatomy. London 1864.*

J. Müller, *Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.*

A. Ecker, *Icones physiologicae. Leipzig 1852—1859.*

C. Gegenbaur, *Grundzüge der vergl. Anatomie. Leipzig 1870.*

Derselbe, *Grundriss der vergl. Anatomie. Leipzig 1878.*

O. Schmidt, *Handbuch der vergl. Anatomie. VIII. Aufl. Jena 1882.*

H. Stannius, *Handbuch der Anatomie (Zootomie) der Wirbelthiere. Berlin 1854. (Behandelt in vorzüglicher Weise die Fische, Amphibien und Reptilien).*

F. Leydig, *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.*

R. Owen, *Anatomy of Vertebrates. London 1866—68.*

R. Wiedersheim, *Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbelthiere, auf Grundlage der Entwicklungsgeschichte. Jena 1882—83.*

G. Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée, V vol. Paris 1799—1805. II. Aufl. 1835—1845.*

J. F. Meckel, *System der vergl. Anatomie. VI Bde. Halle 1821—1833.*

H. Milne Edwards, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. VIII Bde. Paris 1857—1865.*

T. J. Parker, *A Course of Instruction in Zootomy (Vertebrates). London, 1884.*

EINLEITUNG.

I. Ueber das Wesen und die Bedeutung der vergleichenden Anatomie.

Ein volles Verständniss des Thierkörpers lässt sich nicht allein auf dem Wege der **Vergleichung** erreichen, sondern man muss noch andere Wissenschaften zu Hilfe nehmen. Diese sind 1) die **Ontogenie**, 2) die **Palaeontologie**, 3) die **Histologie** und 4) die **Physiologie**. Während die erstere die Entwicklungsgeschichte des Individuums behandelt, hat es die zweite mit der Stammesgeschichte der Thiere in ihrer geologischen Aufeinanderfolge zu schaffen. Beide ergänzen sich insofern auf's Beste, als wir häufig in den Entwicklungsphasen des Einzelwesens diejenigen des Thierstammes sich wiederholen sehen. So führen beide zu dem Ziele, das Gewordene im Werden erfassen zu lernen.

Die dritte Wissenschaft, die Histologie, belehrt uns über die **Formelemente**, über die Bausteine des Organismus; sie zeigt uns, wie sich jene zu **Geweben** verbinden und wie sich aus diesen die **Organe** construiren. Letztere vereinigen sich dann weiterhin zu **Organ-Systemen.**

Die Formelemente bestehen im Wesentlichen aus **Zellen** und **Fasern** und was die Gewebe betrifft, so scheiden sie sich in vier Hauptklassen:

1) in das **Epithel-** und in das genetisch auf letzteres zurückführbare **Drüsengewebe;**
2) in das **Stützgewebe** (Bindegewebe, Knorpel, Knochen);
3) in das **Muskel-** } **Gewebe.**
4) in das **Nerven-** }

Auf Grund des physiologischen Verhaltens kann man das Epithel- und das Stützgewebe als passive, das Muskel- und Nervengewebe als active Gewebe bezeichnen.

Unter Organen versteht man gewisse, auf eine bestimmte physiologische Funktion gerichtete Apparate, wie z. B. die gallenbereitende Leber, die mit dem Gasaustausch betrauten Kiemen und Lungen, das als Blutpumpe funktionirende Herz etc.

Die Organsysteme, wie sie der Reihe nach in diesem Buche abgehandelt werden sollen, sind folgende: 1) die äusseren

Körperdecken, das sogenannte Integument; 2) das Skelet; 3) die Muskulatur mit den elektrischen Organen; 4) das Nervensystem mit den Sinnesorganen; 5) die Organe der Ernährung, der Athmung, des Kreislaufs, des Harn- und Geschlechtssystems.

Die obengenannten, verwandten Arbeitsgebiete vereinigen sich zu einer Wissenschaft, die man als **Morphologie** bezeichnet. Sie allein führt zu einer befriedigenden Erklärung der Formerscheinungen des thierischen Körpers, denn sie enthüllt uns nicht nur das Gesetz der Vererbung und die daraus entspringende Verwandtschaft, sondern sie eröffnet uns auch ein Verständniss gewisser rückgebildeter, rudimentärer Formen, die uns im fertigen ausgebildeten Thierkörper einfach unverständlich sein und bleiben würden. Ja noch mehr: sie zeigt uns einerseits, wie der thierische Organismus auf die Einflüsse der Aussenwelt reagirt, wie er also veränderungsfähig, gewissermassen in stetem Fluss begriffen ist; sie zeigt uns aber andrerseits, wie seine daraus resultirende Anpassungsfähigkeit in Wechselwirkung steht mit der auf die Erhaltung des Bestehenden gerichteten Vererbungsfähigkeit. Diese beiden, einander entgegenarbeitenden, mächtigen Factoren bilden zusammen das formative Princip des Thierkörpers.

II. Entwicklung und Bauplan des Wirbelthierkörpers.

Die im vorigen Abschnitte als Bausteine des Organismus bezeichneten Formelemente, d. h. die Zellen, stammen alle von einer einzigen Urzelle ab, nemlich vom **Ei.** Dieses bildet also den Ausgangspunkt für den gesammten Thierkörper und soll deshalb seiner fundamentalen Bedeutung wegen hier etwas eingehender besprochen werden. Die sich daran knüpfende Schilderung der Entwicklungsvorgänge kann sich aber, dem Plane dieses Buches entsprechend, natürlicherweise nur in einem ganz allgemeinen Rahmen bewegen.

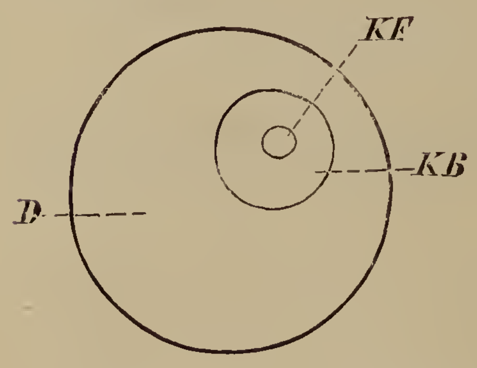


Fig. 1. Das unbefruchtete thierische Ei. *D* Dotter, *KB* Keimbläschen, *KF* Keimfleck.

Das unbefruchtete thierische Ei stellt ein rundliches Bläschen dar, in dessen Innerem man drei verschiedene Theile unterscheidet, den Dotter (vitellus), das Keimbläschen (vesicula germinativa) und den Keimfleck (macula germinativa). Die Aussenhülle des Eies wird von der sog. Dotterhaut (Membrana vitellina) gebildet.

Da das thierische Ei in der soeben geschilderten, ursprünglichen Form den Grundtypus einer **Zelle** darstellt, so

haben wir nur die Bezeichnungen zu wechseln, indem wir für Dotter den Namen Protoplasma, für Keimbläschen Kern (nucleus) und für Keimfleck Kernkörperchen (nucleolus) setzen. Eine äussere Begrenzungshaut, der Membrana vitellina entsprechend, ist kein integrirender Bestandtheil der Zelle, sie kann sich aber aus einer Verdichtung der Randzone des Protoplasmas entwickeln, beruht also schon auf einem Differenzirungsvorgang.

Bei allen Wirbelthieren ist der Contact mit dem männlichen Geschlechtsstoffe, den **Samenzellen** (Spermatozoen), eine unerlässliche Bedingung für die Entwicklung des Eies. Sie dringen bis in's Innere desselben hinein und vereinigen sich schliesslich mit dem in ganz bestimmter Weise vorbereiteten Keimbläschen zu einer Masse, die man als **Furchungskern** bezeichnet [1]). Die zur Schaffung eines neuen Individuums führende **Befruchtung** beruht also auf einer materiellen Vereinigung der Zeugungsstoffe beider Geschlechter und daraus folgt die Gesetzmässigkeit der Vererbung.

Der weitere Vorgang geschieht folgendermassen: Der Furchungskern spaltet sich in zwei gleiche Theile, welche als zwei neue Centra die Theilung des ganzen Eies in zwei Hälften vorbereiten. Die definitive Theilung, oder was dasselbe bedeutet, der Beginn des **Furchungsprocesses** geschieht durch Bildung einer Ringfurche, welche tiefer und tiefer einschneidet, bis die Trennung eine vollständige ist.

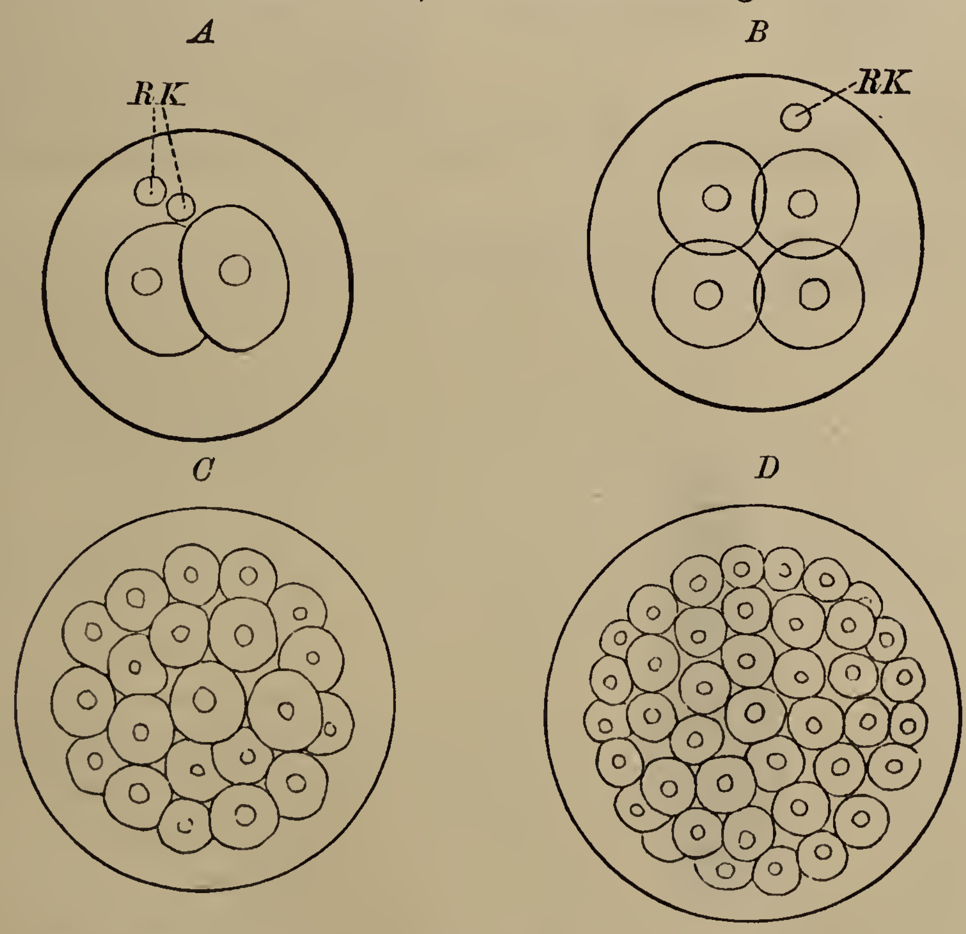


Fig. 2. *A* Erstes Furchungsstadium. *RK* Richtungskörper. *B* u. *C* Weitere Furchungsstadien. *RK* Richtungskörper. *D* Morulastadium.

1) Die normale Zahl der eindringenden Spermatozoen darf, falls eine regelrechte Entwicklung des Eis nicht in Frage gestellt werden soll, 1 nicht übersteigen. Der Eintritt erfolgt entweder durch eine vorgebildete Oeffnung (Mikropyle), oder wird die Dotterhaut durchbohrt.

Damit ist das erste Stadium des Furchungsprocesses vollendet und indem das zweite sich auf ganz dieselbe Weise einleitet, ist das Resultat eine Theilung in vier, dann in Folge des immer weiter fortschreitenden Processes in 8, 16, 32 etc. immer kleiner werdende Kugeln, wovon jede ihren eigenen Kern besitzt. Kurz aus dem ursprünglichen, einer einzigen Zelle entsprechenden Ei ist nun eine Vielheit von Zellen geworden, die das Baumaterial des Thierkörpers darstellt und die man wegen ihrer Aehnlichkeit mit einer Maulbeere **Morula** zu nennen pflegt.

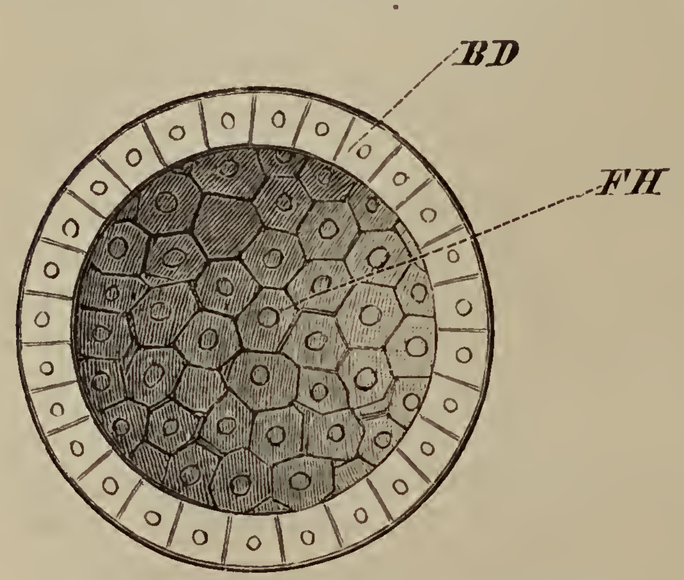


Fig. 3. Blastula. *BD* Blastoderm. *FH* Furchungshöhle.

Indem sich nun im Innern dieser Morula eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle bildet, entsteht die sog. **Keimblase** oder **Blastula.** Die den Hohlraum umschliessenden, peripheren Zellen nennt man die **Keimhaut** oder das **Blastoderm** (Fig. 3 *BD*). Anfangs nur aus einer einzigen Zelllage bestehend wird das Blastoderm später zwei- und endlich gar dreischichtig. Diese drei Schichten bezeichnet man ihrer Lage nach als das **äussere, mittlere** und **innere Keimblatt**, oder als das **Ektoderm (Ektoblast), Mesoderm (Mesoblast)** und **Entoderm (Hypoblast).**

Die Frage nach der Entstehung der Keimblätter ist, weil von principieller Bedeutung, eine der brennendsten in der Morphologie und bis heute ist man hierüber noch zu keinem ganz vollständig befriedigenden Abschluss gelangt. Eines aber lässt sich doch mit Sicherheit behaupten, nemlich das, dass die Eier sämmtlicher Wirbelthiere von der Blastula aus in ein Stadium eintreten oder in früheren Zeiten einmal eingetreten sind, welches man als **Gastrula** bezeichnet. Diese Entwicklungsform kann man sich aus der Blastula so hervorgegangen denken, dass sich die Wand derselben (Fig. 3 *BD*) in sich selbst einstülpt, woraus dann

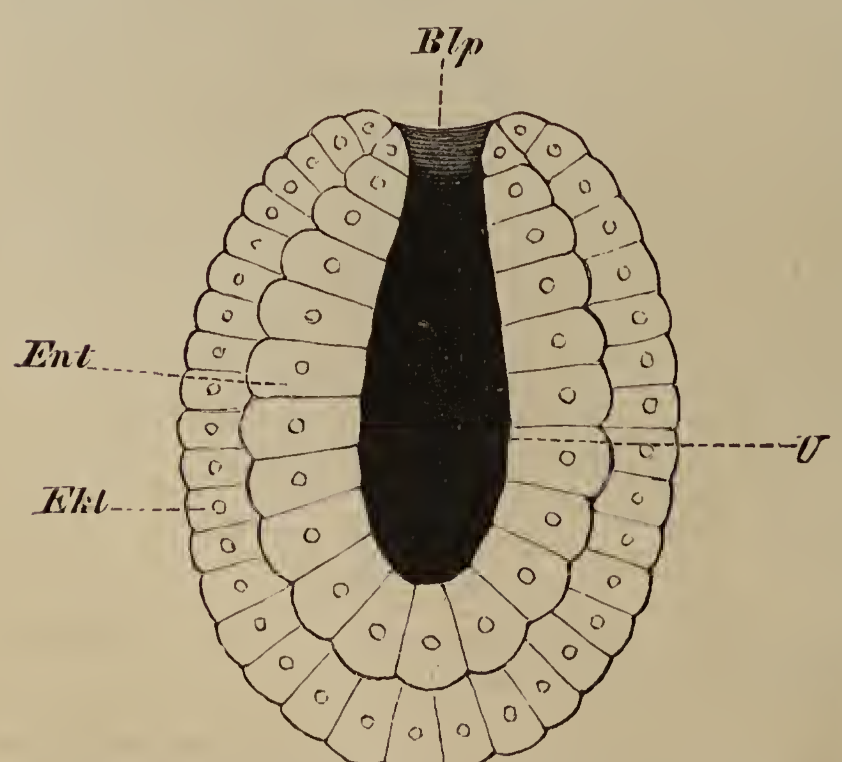


Fig. 4. *Ekt* Ektoderm, *Ent* Entoderm, *Blp* Blastoporus, *U* Urdarmhöhle.

ein Sack mit doppelter Wandung resultirt. Die äussere stellt nach wie vor das Ektoderm dar, welches als Schutz- und Empfindungsorgan fungirt, während die innere, das Entoderm, einen centralen Hohlraum, die primäre Darmhöhle (Archenteron) umschliesst und als assimilirender, verdauender Urdarm zu betrachten ist. Aus dem Ektoderm geht später das gesammte Nervensystem, sowie die Epidermis mit ihren Derivaten hervor, aus dem Entoderm dagegen entstehen die Darmepithelien, die Darmdrüsen, sowie die epithelialen Bestandtheile der Lungen, der Schilddrüse, der Thymus, der Leber und des Pankreas. An der Uebergangsstelle beider Keimblätter ineinander findet sich eine Oeffnung, die man als **Urmund (Blastoporus)** (Fig. 4 *Blp*) bezeichnet.

Wenn man sich nun aber auch auf die eben angegebene Weise das Ekto- und Entoderm, d. h. die beiden primären epithelialen Grenzblätter [1]), ursprünglich entstanden denken kann, so ist damit das Problem der Mesodermbildung noch nicht als gelöst zu betrachten. Was bis jetzt darüber ausgesagt werden kann, ist kurz Folgendes: Das Mesoderm ist eine secundäre, phyletisch jüngere Bildung, als die beiden andern Keimblätter. In vielen Punkten an das „Mesenchym" der Wirbellosen erinnernd, nimmt es seine erste Entstehung immer von jener Stelle aus, wo das Ektoderm und das Entoderm ineinander übergehen, also von der Gegend des Urmundes, oder, was für höhere Vertebraten dasselbe bedeuten will, von der Primitiv-Rinne aus. Zwischen den beiden übrigen Keimblättern sich entwickelnd, fällt ihm als erste und wichtigste Aufgabe die Bildung von Blutzellen und zwar zunächst von weissen (Leukocyten, Lymphzellen) zu; weiterhin entstehen aus ihm das Herz, die Gefässe, die Lederhaut, die gesammte Stütz- oder Bindesubstanz, d. h. Bindegewebe, Fettgewebe, Knorpel und Knochen, ferner die serösen Häute, der Harn- und Geschlechtsapparat, sowie endlich die Muskulatur.

Ein im mesodermalen Gewebe vorhandener, grosser Spaltraum zerlegt dasselbe in eine parietale, der Innenfläche des Ektoderms sich anlegende und in eine viscerale, mit dem Entoderm verwachsende Schicht. Erstere bezeichnet man als Hautfaserblatt (Somatopleura), letztere als Darmfaserblatt (Splanchnopleura)

---

1) Dabei ist wohl zu beachten, dass sich jener principielle Unterschied bezüglich der histologischen Differenzirung der einzelnen Keimblätter nicht in der ganzen Thierreihe — und ich habe dabei gewisse Typen der Wirbellosen im Auge — mit derselben Schärfe und Gesetzmässigkeit durchführen lässt.

(Fig. 5 und 6 *SoP, SpP*). Der die beiden trennende Spaltraum stellt die Körperhöhle, das **Coelom** dar [1]).

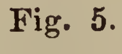


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 5 u. 6. *D* Darm, *Ent* Entoderm, in Fig. 5 bei *Ch* in Wucherung begriffen zur Chordaanlage, *Ch*¹ (Fig. 6) die vom Entoderm abgeschnürte Chorda, *UW* Urwirbel, *UG* Urnierengang, *A* Aorta, *SpP* Splanchnopleura, *SoP* Somatopleura, *Coel* Coelom, *H* Spuren des abgeschnürten Coeloms im Innern der Urwirbel, *Ekt* Ektoderm, *Med* Medullarrohr, welches in Fig. 5 eben im Begriff steht, sich vom Ektoderm abzuschnüren. In Fig. 6 ist dies bereits geschehen.

---

1) Die Bildung des Coeloms kann entweder durch eine Ausstülpung der Wandung des Urdarmes erfolgen, wie z. B. bei Amphioxus, oder entsteht sie erst secun-

So belehrt uns also ein Blick auf Fig. 6 und 8, dass dem Wirbelthierkörper ein bilateral-symmetrischer Plan zu Grunde liegt und dass er aus zwei Röhren besteht, einer dorsalen und einer ventralen. Erstere stellt die das centrale Nervensystem einschliessende Schädel- und Wirbelhöhle dar und heisst deswegen auch Neural-Röhre (Fig. 6. *Med*, Fig. 7, *G*, *R* und Fig. 8, *NR*), letztere übertrifft die vorige bedeutend an Umfang und wird, weil sie die Eingeweide (Viscera) einschliesst, Visceral-Röhre genannt.

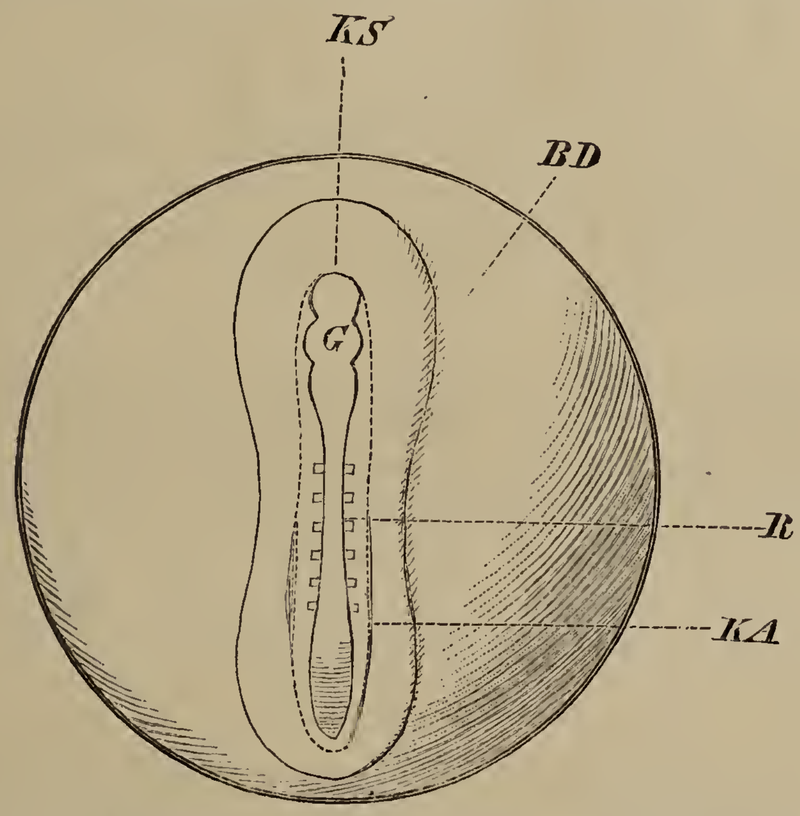


Fig. 7. *BD* Blastoderm, *KS* Keimscheibe, *KA* Körperanlage, *G* Gehirn, *R* Rückenmark, rechts und links davon die Urwirbel.

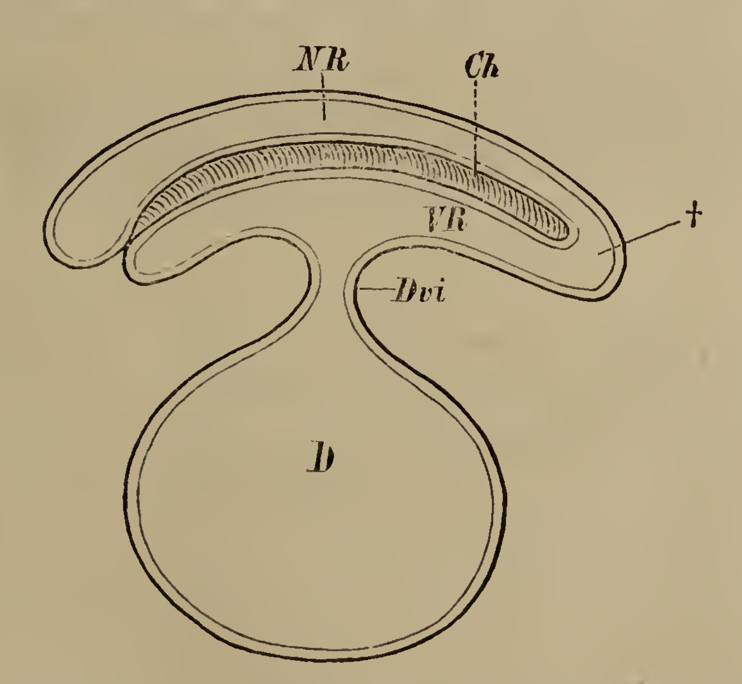


Fig. 8. *D* Dotterblase, *Dvi* Ductus vitello-intestinalis, *VR* Visceralröhre, NR Neuralröhre, *Ch* Chorda, † Verbindungsgang zwischen Neural- und Visceralröhre (Ductus neuro-entericus). Das Ganze im Medianschnitt.

---

där, durch Dehiscenz des mesodermalen Gewebes. Erstere Bildungsweise ist als die ursprüngliche zu betrachten.

Die auf Grundlage eines zelligen, knorpelähnlichen Stranges, der Rückensaite (Chorda dorsalis) (Fig. 5—8, *Ch*, *Ch*[1]) sich entwickelnde Wirbelsäule stellt das gegliederte Axenskelet des Wirbelthierkörpers dar, drückt ihm sein characteristisches Gepräge auf und weist zusammen mit andern, eine ganz ähnliche Segmentirung zeigenden Organen- und Organsystemen (Muskulatur, Rippen, Wurzeln der Spinalnerven, sympathischer Grenzstrang, Vorniere und Urniere) auf eine **wirbellose, gegliederte Urform** zurück, von der aus der Stamm der Wirbelthiere sich entwickelt haben muss (Urchordaten).

Das sich erweiternde Vorderende des Neural- und Visceralrohres tritt dadurch in nächste Beziehung zur Aussenwelt, dass sich in ersterem das Gehirn und die Sinnesorgane, d. h. der Sitz der höheren geistigen Funktionen, des Intellectes, in letzterem gewisse Vorrichtungen zur Nahrungsaufnahme und Athmung entwickeln.

Man bezeichnet diesen Körperabschnitt als den Kopf, an welchen sich weiter nach hinten der Hals und Rumpf anschliessen. In den hinteren Bereich des letzteren fallen die Ausführungsgänge des Darmes und des Urogenitalapparates. Der hinterste Körperabschnitt führt den Namen Schwanz. Hals und Rumpf fasst man als Stamm zusammen und stellt ihm die von ihm auswachsenden Gliedmassen als Appendiculär-Organe gegenüber.

Die systematische Zoologie hat auf Grund der verwandtschaftlichen Beziehungen der Thiere zu einander dieselben in gewisse Abtheilungen und Unterabtheilungen gebracht, die man als Klassen, Ordnungen, Unterordnungen, Familien, Gattungen und Arten bezeichnet.

Es mag am Platze sein, die Hauptrepräsentanten der grösseren Gruppen, soweit sie sich auf die Wirbelthiere beziehen, kurz zu betrachten.

A. Acrania

Amphioxus

B. Craniota

I. CYCLOSTOMATA (Saug- und Rundmäuler)
Myxinoiden, Petromyzonten

II. GNATHOSTOMATA (Kiefermäuler)

a) Anamnia (ohne Amnion)

Ichthyopsiden:

1) Pisces:
Selachii (Squali, Rajae)
Holocephali
Ganoidei (Knorpel- und Knochenganoiden)
Teleostei (Physostomi (mit offenem-) und Physoclysti (mit geschlossenem Verbindungsgang zwischen Vorderdarm und Schwimmblase).

2) Dipnoi:
(Monopneumones und Dipneumones)

3) Amphibia:
Urodela (Perennibranchiata, Derotremata, Salamandrina)
Gymnophiona (Fusslose Schleichenlurche)
Anura (Frösche, Kröten).

b) Amniota (Vertebraten, welche während der Foetalzeit ein Amnion entwickeln).

Sauropsiden:

1) Reptilia:
Chelonii
Saurii
Ophidii
Crocodilini

2) Aves:
Ratitae (Laufvögel)
Carinatae (Flugvögel)

3) Mammalia:
Ornithodelphia (Monotremata, Schnabelthiere)
Didelphia (Marsupialia, Beutelthiere)
Monodelphia (Placentalia, Thiere mit Mutterkuchen).

Die allmälige Entwicklung der Wirbelthiere auf der Erde, graphisch dargestellt nach H. Credner.

Fische	Amphibien und Reptilien	Vögel	Säuger	Mensch	Periode	Formation
					des Dominirens der Warmblüter, vorzüglich des Menschen	Alluvium
					des Dominirens der Säugethiere, der erste Mensch	Diluvium Tertiär
					des Maximums der Entwicklung der Reptilien, die ersten Vögel und Säugethiere	Kreide, Jura, Trias
					Die ersten Amphibien und Reptilien	Dyas, Carbonische Formation
					ziemlich zahlreiche Fische (Panzerganoiden)	Devon'sche Formation
					Die ersten vereinzelten Fische	Silurische Formation
						Huronische Formation
						Laurentische Formation

SPECIELLER THEIL.

A. Integument.

Die **äussere Haut** besteht aus einer oberflächlichen, ektodermalen und aus einer tiefen, mesodermalen Schicht. Erstere ist die **Epidermis** (Oberhaut), letztere das **Corium** (Lederhaut oder Cutis). Vom Corium grenzt sich das sogenannte Unterhautbindegewebe in der Regel nicht scharf ab, sondern beide gehen oft ganz allmälig ineinander über. Während nun die Epidermis stets nur aus Zellen besteht, finden sich in der Cutis vorzugsweise Fasern von bindegewebiger, elastischer und contractiler Natur. Auch Gefässe, Nerven, Drüsen, Farbzellen und Knochenbildungen besitzen ihre Haupt- beziehungsweise ausschliessliche Verbreitung im Corium. Letzteres gilt z. B. für die Gefässe und Knochenbildungen.

Aus dem Mitgetheilten erhellt schon zur Genüge, dass sich die Haut durch eine ausserordentliche Vielseitigkeit nach der morphologischen, wie nach der physiologischen Seite hin auszeichnet, und das kann auch nicht befremden, wenn man ihre periphere, den äusseren modificirenden Einflüssen sehr zugängliche Lage in Erwägung zieht.

An der Epidermis unterscheidet man ganz allgemein eine oberflächliche, aus verhornenden Zellen bestehende Schicht (Stratum corneum, Hornschicht), sowie eine tiefere, aus weichen, saftreichen Zellen sich aufbauende Lage (Stratum Malpighii, Schleimschicht). Letztere fungirt als Matrix, d. h. sie sorgt für immerwährende Regeneration der an ihrer freien Oberfläche einem stetigen Abschilferungsprocess unterliegenden Hornschicht. Von der Epidermis nehmen alle Hautdrüsen sowie alle jene Organe ihren Ausgang, welche man als Epidermisgebilde bezeichnet, also die Haare, Borsten, Federn, Nägel, Klauen, Hufe etc. Auch die letzten Endapparate der Hautsinnesorgane sind aus einer Differenzirung von Epidermiszellen hervorgegangen zu denken. Finden wir viele dieser Organe später in bestimmten Beziehungen zum Corium, so sind diese stets als secundär erworben zu betrachten.

Wasserbewohnende Thiere besitzen im Allgemeinen eine dünnere, imbibitionsfähigere Hornschicht, als Landthiere, welche in der Regel grösseren, mechanischen Schädlichkeiten ausgesetzt sind. Ferner sei

noch erwähnt, dass die Bindegewebsbündel des Coriums bei Fischen, Amphibien und Reptilien insofern eine typische Anordnung zeigen, als wagrechte Züge mit senkrechten regelmässig abwechseln. Im Gegensatz dazu ist ihre Anordnung bei Vögeln und Säugern regellos, d. h. die Fasern sind dichter verfilzt.

Fische. Bei dem niedersten Fische, dem Amphioxus, findet sich im Larvenstadium (Gastrula) auf der freien Epidermisfläche ein Wimperkleid, das wir unzweifelhaft als ein Erbstück von wirbellosen Vorfahren zu betrachten haben. Vielleicht ist der gestrichelte Cuticular-Saum, wie er bei zahlreichen andern Fischen, z. B. bei Cyclostemen, Teleostiern, Dipnöern und, wie ich gleich hinzusetzen will, auch noch bei Amphibienlarven an der obersten Epidermislage vorkommt, in demselben Sinne zu deuten.

Zwischen den eigentlichen Epithelzellen treten bei Amphioxus und den Cyclostomen hohe cylindrische, mit starren Borsten versehene Sinneszellen auf. Doch werden uns diese, sowie ähnliche, zu complicirteren Apparaten vereinigte Elemente erst später, bei der Lehre von den Sinnesorganen wieder beschäftigen.

Ueber die Bedeutung der bei Petromyzonten vorkommenden „Körnerzellen“, sowie über die sogenannten Kolben- oder Becherzellen in der vielschichtigen Epidermis der Knochenfische fehlen bis jetzt noch sichere Erklärungen, es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass es die letztgenannte Zellenart mit der Bereitung eines ölartigen, die Oberhaut gegen den Einfluss des Wassers schützenden Sekretes zu schaffen hat.

Pigmentzellen, die unter dem Einfluss des Nervensystems stehen und einen Farbenwechsel veranlassen können, finden sich bald in beiden Hautschichten, bald nur in einer derselben, wie z. B. in der Epidermis. Muskeln und Drüsen im Sinne der übrigen Wirbelthiere kommen in der Fischhaut nicht vor[1]). Was jene Hautorgane, welche man als „Nebenaugen“, oder als „augenähnliche, glasperlähnliche und als Leuchtorgane“ zu bezeichnen pflegt, für eine physiologische Bedeutung haben, ist noch ganz unbekannt.

Amphibien. Die Amphibien nehmen, ihren biologischen Verhältnissen entsprechend, im Bau ihres Integumentes eine Mittelstellung zwischen den Fischen und den Reptilien ein.

---

1) Als einzige Ausnahme ist die auf der Bauchflosse männlicher Haifische vorkommende Glandula pterygopodii zu betrachten. Sie entsteht aus einer schlauchartigen Einstülpung der äusseren Haut und steht zu den Copulationsorganen in Beziehung. (Vergl. das Capitel über das Urogenitalsystem.)

Die Epidermis der wasserbewohnenden Larve besteht aus zwei scharf gesonderten Schichten. Die äussere wird aus platten, an ihrer freien Fläche mit dem uns schon von den Fischen her bekannten, gestrichelten Randsaum versehenen Zellen gebildet (Fig. 9 *a*, *CS*), die innere Schicht dagegen setzt sich aus mehr cylin-

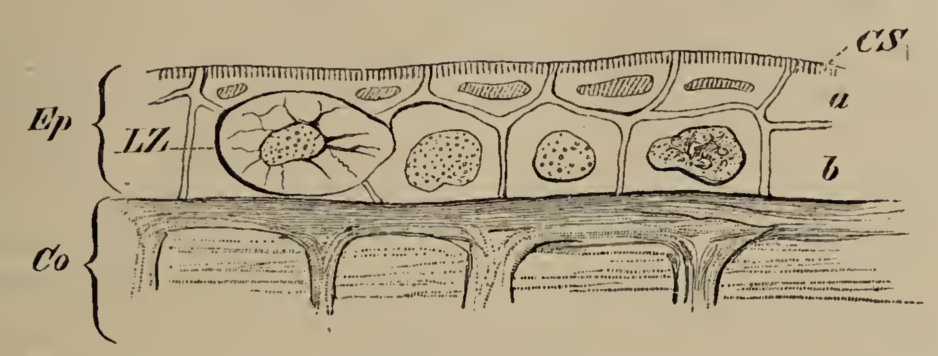


Fig. 9. Haut der Larve von Salamandra mac. *Ep* Epidermis, *Co* Corium, *a* Stratum corneum, *b* Stratum Malpighii, *s* mucosum, *LZ* Leydig'sche Zellen, *Cs* Gestrichelter Randsaum.

drischen oder cubischen Zellen zusammen (Fig. 9 *b*). Erstere entspricht einem Stratum corneum, letztere einem Stratum Malpighii.

Später, mit der fortschreitenden Entwicklung, wird die Epidermis mehrschichtiger und sackt sich allerorts gegen das Corium hinunter zu zahlreichen, kugel- und schlauchförmigen Drüsen aus, welche sich an bestimmten Stellen, wie vor Allem im Bereich des Kopfes, des Nackens und der Flanken besonders stark anhäufen.

Ihr Sekret dient dazu, die Haut vor der Wasserverdunstung

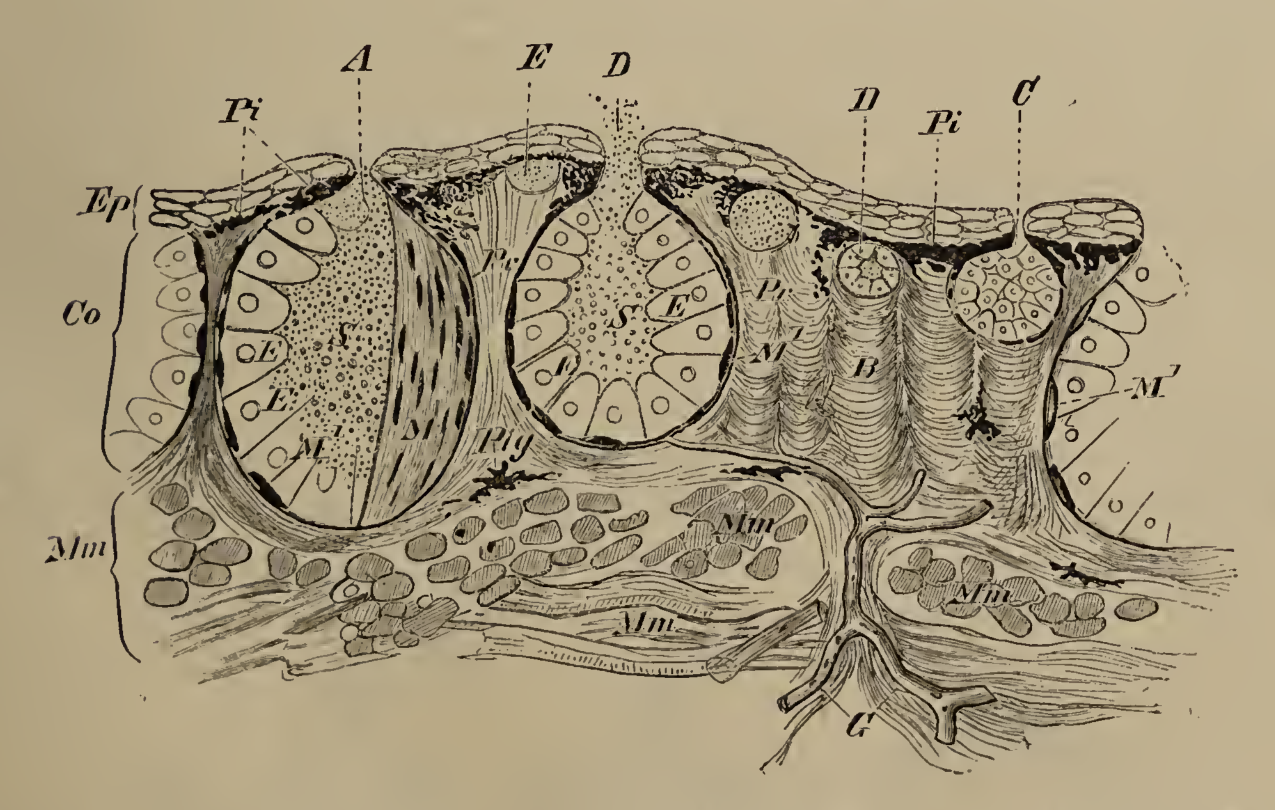


Fig. 10. Schnitt durch die Haut von Salamandra mac. (Erwachsenes Thier). *Ep* Epidermis, *Co* Corium, in dessen bindegewebigem, von reichlichem Pigment (*Pi*) durchsetzten Stroma (*B*) die verschieden grossen Hautdrüsen (*A*, *C*, *D*, *D*, *E*) eingebettet liegen, *M* [1] die einwärts von der Propria (*Pr*) liegende Muskelschicht der Drüsen, *M* dieselbe von der Fläche gesehen, *E* Drüsenepithel, *S* Drüsensekret, *Mm* Subcutane Muskelschicht, durch welche Gefässe (*G*) gegen das Corium aufsteigen.

zu schützen, es ist aber auch, wie Experimente gezeigt haben, vermöge seiner giftigen Eigenschaften, eine wichtige Waffe. Die einzelnen Drüsen sind von glatten Muskelelementen, Bindegewebsfasern, Pigment, Blutgefässen und Nerven umsponnen.

Dieser Drüsenreichthum bildet das charakteristischste Merkmal der Amphibienhaut und ihm verdankt letztere ihre feuchte schlüpferige Beschaffenheit. Gleichwohl fühlt sich letztere durchaus nicht immer glatt an, sondern zeigt häufig, wie z. B. bei Kröten, in Folge von leistenartigen, stacheligen und warzigen Epidermiswucherungen ein rauhes, höckeriges Aussehen.

Das hauptsächlich in der Cutis angehäufte, theils diffuse, theils an Zellen gebundene Pigment ermöglicht einen, unter dem Einfluss des Nervensystems stehenden *Farbenwechsel* und dadurch eine Anpassung an die Unterlage (in schützendem Sinn).

Nicht selten kommt es im Corium zu *Verkalkungsprocessen*, oder, wie z. B. bei *Ceratophrys dorsata*, zu förmlicher Knochenentwicklung.

Ueber die bei der Abtheilung der *Schleichenlurche* auftretenden Ringbildungen, Hautschienen und Schuppen vergl. das Hautskelet.

Reptilien. *Im Gegensatz zur Haut der Amphibien ist diejenige der Reptilien ausserordentlich arm an Drüsen.* Bei Eidechsen finden sich solche auf der Ventralfläche des Oberschenkels und sind deshalb unter dem Namen der „*Schenkeldrüsen*“ bekannt. Das aus dem Drüsenschlauch hervortretende Sekret erstarrt zu einer harten Papille oder Warze und scheint so als Haft- und Haltapparat beim Copulationsakt eine Rolle zu spielen.

Die charakteristischste Eigenschaft der Reptilienhaut beruht auf der Fähigkeit, Schuppen, Höcker, Stacheln, Schilder (Schildpatt), Krallen und ähnliche Bildungen zu erzeugen, welche sämmtlich auf einer Wucherung der Epidermis-Zellen beruhen. Genetisch fallen sie mit den Vogelfedern und den Säugethierhaaren unter einen und denselben Gesichtspunkt. Alle drei sind somit homologe Bildungen und, was die erste Anlage betrifft, überhaupt nicht von einander zu trennen. Der gemeinsame Ausgangspunkt ist eine Wucherung der tieferen Epidermiszellen resp. das Auftreten einer

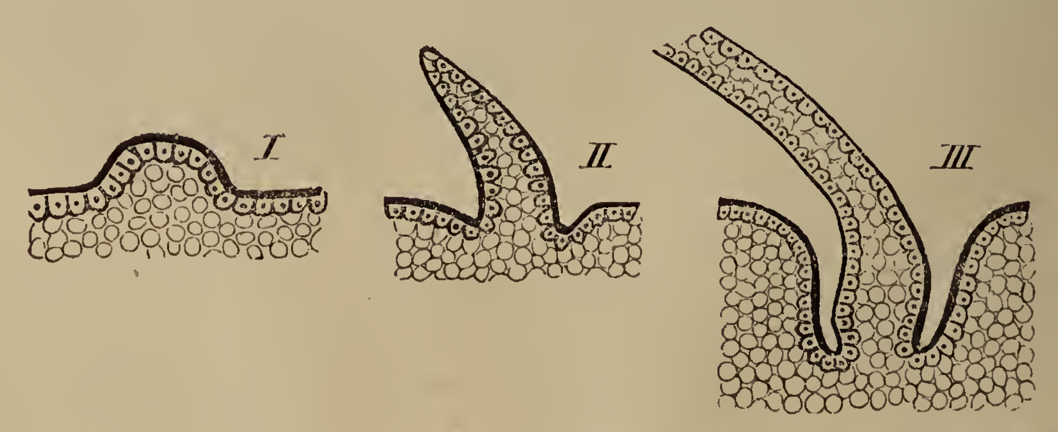


Fig. 11 *I—III.* Drei Stadien der Schuppen-, Haar- und Federentwicklung.

Papille, die, falls sie zur Schuppe werden soll, nach hinten umbiegt und sich abplattet, so dass man an ihr später eine obere und untere Fläche unterscheiden kann. Wird aus der Papille eine Feder oder ein Haar, so wird sie in die Tiefe gedrängt und, wie dies später noch genauer zu besprechen sein wird, von dem Rete Malpighii und dem Corium taschenartig umwachsen (Fig. 11 *II* u. *III*), ein Process, der beim Haar sehr früh, bei der Feder aber erst später eintritt. Letztere bewahrt somit viel länger ihren Character als Schuppe.

Wie bei Amphibien, so wird auch bei Reptilien das hie und da Kalkkörper einschliessende Stratum corneum in toto (Schlangen) oder fetzenweise von Zeit zu Zeit abgestossen und von der Malpighi'schen Schicht aus wieder erneuert. Ferner existirt auch hier ein auf der Anwesenheit von Pigmentzellen beruhender Farbenwechsel, welcher beim Chamaeleon bekanntlich sprichwörtlich geworden ist.

Vögel. Die Vögel besitzen unter allen Wirbelthieren die dünnste Lederhaut, auch ist sie nicht stark vascularisirt, wohl aber, wie ich in anderem Capitel zeigen werde, sehr reich an Sinnesorganen (Tastkolben). In den tieferen Schichten liegt ein sehr entwickeltes Netz von Muskelfasern, welche sich an die Federbälge inseriren und das Aufrichten und Sträuben der Federn zu Stande bringen.

Die in sogen. Fluren angeordneten Federn bilden den specifischen Bestandtheil des Vogelkörpers. Von der oben erwähnten Papille aus sich entwickelnd, stellt die Embryonaldune nichts weiter dar als eine cylindrische Schuppe, die an ihrem oberen Rand in einzelnen Strahlen ausgefranst erscheint. Verdickt sich weiterhin ein Strahl und nimmt dieser die andern Strahlen in sich auf, so kann man von einem Schaft (Rhachis) und einer Fahne (Vexillum) reden. Darauf beruht die Unterscheidung in Dunen- und Contourfedern.

Der allen Vögeln zukommende, periodisch wiederkehrende Federwechsel, die sog. „Mauserung", ist als ein von den Reptilien her vererbter, dem Häutungsprocess entsprechender Vorgang zu bezeichnen und auch bei Säugern findet eine immerwährende, in demselben Sinne zu deutende Abschilferung von Epidermiszellen statt.

Das Federkleid muss eine schon in sehr frühen geologischen Perioden von den Vögeln erworbene Bildung sein; denn der in den Juraschichten sich findende, fossile Archaeopteryx besass schon wohl ausgebildete, mit Schaft und Fahne versehene Federn. Eigentliche Uebergangsstufen zwischen der Reptilschuppe und der Vogelfeder wurden durch paläontologische Forschungen bis jetzt noch nicht nachgewiesen, dass sie aber einst bestanden haben müssen, weist, wie wir oben gesehen haben, die Entwicklungsgeschichte auf das Ueberzeugendste nach.

Hautknochen oder Kalkbildungen fehlen in der Vogelhaut spurlos und die Drüsen sind auf eine einzige, die Bürzel-

drüse (Glandula uropygii) beschränkt. Sie liegt am hintersten Schwanzende und ihr Sekret dient zum Einfetten des Gefieders.

Die Epidermisgebilde, wie die Krallen, die Schnabel- und Fusssporenscheide etc. sind sehr kräftig entwickelt.

Säuger. Wenn auch schon bei Reptilien und Vögeln haarähnliche Bildungen auftreten, so zeigen sie doch in histologischer Beziehung wesentliche Abweichungen von den eigentlichen Haaren, wie sie den Säugethieren zukommen. In diesen liegt für das Säugethier ein nicht minder charakteristisches Merkmal, als wir ein solches für den Vogel im Federkleid erkannt haben.

Was ihre Entwicklung betrifft, so habe ich schon früher kurz darauf hingewiesen und es mag genügen, jetzt den Bau etwas näher zu besprechen. Es handelt sich um solide, von der Malpighischen Epidermisschicht in die Tiefe wuchernde Papillen oder Zapfen, welche von Cutiselementen sackartig umgeben werden und später, nach oben wachsend, die Haut (meist in schiefer Richtung) durchbrechen. So kann man also einen Haarbalg oder einen Haar-Follikel (Fig. 12 *F*) und einen Haar-Schaft unterscheiden (Fig. 12 *Sch*). Letzterer ist stets spindelförmig und besteht aus drei Theilen 1) dem Mark (*M*), 2) der Rinde (*R*) und 3) aus dem Oberhäutchen (*O*). Alle drei bauen sich aus Zellen auf, der wichtigste Theil aber ist stets das Mark, welches eine so verschiedene Entwicklung zeigt, dass darauf grösstentheils die Unterscheidung der Haare der einzelnen Thier-Species beruht. Die Farbe des Haares hängt von drei verschiedenen Momenten ab; einmal von der mehr oder weniger starken Anhäufung von Pigment in den Zellen der Rindenschicht, ferner vom Luftgehalt der Intercellu-

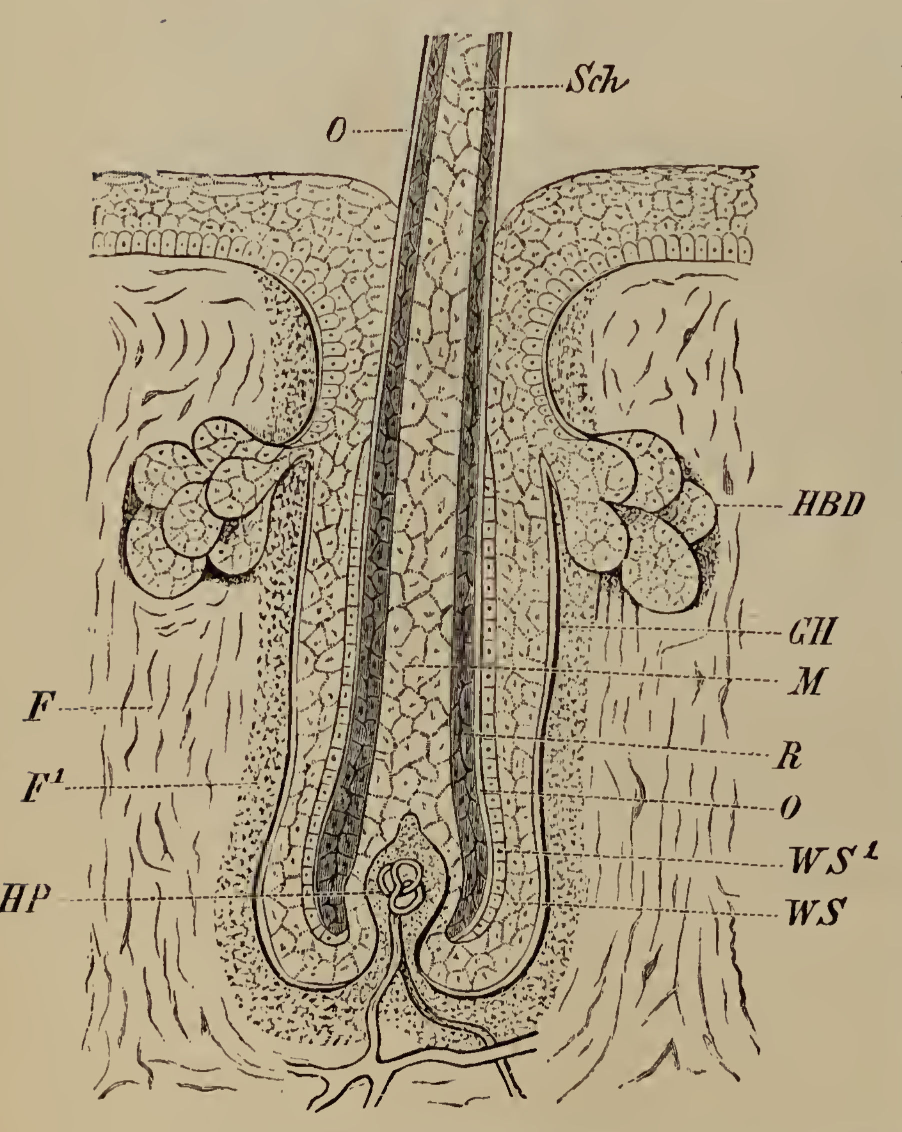


Fig. 12. Längsdurchschnitt durch ein Haar. Schematisch. *F* Aeussere Längs-, *F*¹ innere Querfaserschicht des Follikels, *Sch* Haarschaft, *M* Mark-, *R* Rindenschicht, *O* Oberhäutchen des Schaftes, *WS*, *WS*¹ Aeussere und innere Schicht der Wurzelscheide; letztere reicht nur bis zur Einmündung der Haarbalgdrüsen *HBD* nach oben, *HP* Haarpapille mit Gefässen im Innern, *GH* Glashaut, welche zwischen der inneren und äusseren Haarscheide, d. h. zwischen der Wurzelscheide und dem Follikel liegt.

lar-Räume der Markschicht und endlich von der Oberflächenbeschaffenheit des Haares, ob rauh oder glatt.

Die Haarscheiden zerfallen in eine äussere, nur von dem Bindegewebe des Coriums gebildete (und diese ist nichts anderes als der oben schon genannte Follikel) und in eine innere, epitheliale, die sogenannte Wurzelscheide (Fig. 12 *WS*). Letztere ist ein Product der Malpighi'schen Epidermisschicht und bleibt mit letzterer stets im Zusammenhang. Zwischen den beiden Haarscheiden liegt eine homogene, dünne Glashaut (Fig. 12 *GH*).

Am Grunde des knopfartig aufgetriebenen Haarschaftes (Bulbus) wuchert das hier sehr gefässreiche Follikelgewebe herein und bildet die sogen. Haar-Papille. Letztere ist die eigentliche Matrix des Haares (Fig. 12 *HP*) und von dieser Stelle aus kann sich beim periodischen oder nichtperiodischen Haarwechsel, unter Bildung einer neuen Papille, ein neuer Haarschaft im alten Follikel entwickeln. Die Entstehung neuer Haare, nach dem Modus der embryonalen Bildung („primäre Haarbildung"), ist nicht mit Sicherheit zu constatiren.

Mit jedem Haarbalg stehen glatte Muskeln (Arrectores pili), Nerven, sowie Talgdrüsen in Verbindung, welch letztere das Haar einzufetten im Stande sind (Fig. 12 *HBD*).

Wie die Federn nach Fluren, so sind auch die Haare an besonderen Körperstellen besonders reichlich angeordnet.

Häufig trifft man im Embryonalzustand, wie z. B. beim Menschen ein reichlicheres Haarkleid (Lanugo) als später und dieser Umstand lässt ebensogut wie die sogen. „Haarmenschen" auf eine Zeit schliessen, in welcher sich der Mensch durch ein ungleich stattlicheres Haarkleid ausgezeichnet haben mag, als heut zu Tage.

Da wo Pigment vorkommt, findet es sich stets in den Zellen des Rete Malpighii; gewisse Stellen, wie beim Menschen die äusseren Genitalien, der After, die Brustwarzen etc. sind besonders dadurch bevorzugt.

Die obere Schicht des Coriums kann man, wie dies ein Blick auf Fig. 13 bestätigt, in eine obere, papillöse und eine untere reticuläre Abtheilung zerlegen. Erstere enthält theils Nerven, theils Capillaren, letztere dagegen

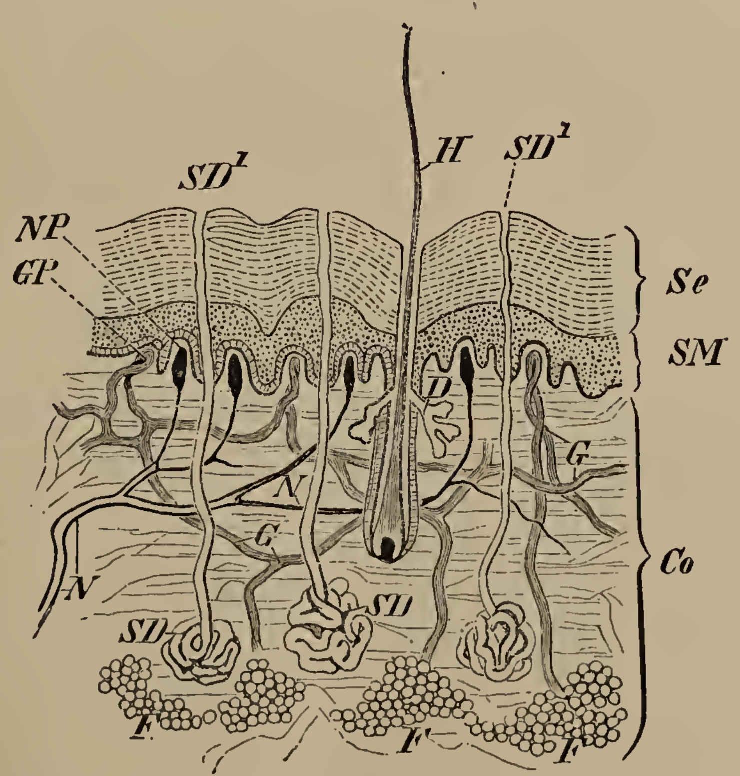


Fig. 13. Schnitt durch die Haut des Menschen. *Sc* Stratum corneum, *SM* Stratum Malpighii, *Co* Corium, *F*, *F* Subcutanes Fett, *NP* Nervenpapillen, *GP* Gefässpapillen, *N* u. *G* Im Corium verlaufende Nerven und Gefässe, *SD*, *SD* Schweissdrüsen mit ihren Ausführungsgängen SD^1, SD^1, *H* Haar mit Balgdrüsen *D*.

verliert sich ohne scharfe Grenze in das Unterhautbindegewebe und in die mehr oder weniger starken Fettlagen (Panniculus adiposus). Glatte Muskelelemente sind allerorts im Corium zerstreut, besonders reichlich aber treten sie in der Haut des Hodens (Dartos) und an den Zitzen auf.

Die Hautdrüsen zerfallen in schlauchförmige und in beeren- oder kugelartige. Erstere, welche wir als die einfacheren und ursprünglicheren Gebilde aufzufassen haben, sind die Schweissdrüsen und ihre Modificationen, wie z. B. die Ohrschmalzdrüsen u. a., letztere, histologisch höher differenzirt, sind bekannt unter dem Namen der Talgdrüsen. Zu diesen gehören auch die oben schon besprochenen Haarbalgdrüsen, die Vorhautdrüsen, die Brunstfeige der Gemse, die Meibom'schen Drüsen und viele andere.

Eine sehr bedeutende Rolle spielen bei den Säugern die Epidermisgebilde, wohin die Klauen, Hufe, Schwielen, Krallen, Nägel, Borsten, Stacheln (Igel, Stachelschwein) und Haare zu rechnen sind.

Es ist von hohem Interesse, dass man auf Grund embryologischer Studien nachweisen kann, wie der menschliche Nagel aus einer endständigen Lagerung an der Phalange, wie sich eine solche an den Krallen von Reptilien, Vögeln und vielen Säugern zeitlebens findet, in Folge von ungleichen Wachsthumsbedingungen des volaren und dorsalen Hautbezirkes, allmälig in eine rein dorsale übergeht und wie dadurch die ursprünglich volarwärts liegenden Endäste des Nervus medianus und ulnaris auf die dorsale Seite der Endphalangen mit übernommen werden.

Milchdrüsen. Die mit der Fortpflanzung in innigstem Connex stehenden Milchdrüsen sind einzig und allein auf die Säugethiere beschränkt, welche ja davon ihren Namen haben. In phylogenetischer Beziehung noch keineswegs klar, lässt sich bis jetzt nur das mit Bestimmtheit behaupten, dass sie als modificirte Hautdrüsen (Talgdrüsen) aufzufassen sind.

Für alle Zitzenformen gibt es einen Ausgangspunkt von einem Zustand völliger Indifferenz und das ist die sogenannte Mammartasche von Echidna [1]). Darunter versteht man eine vielleicht nur periodisch sich ausbildende, taschenförmige Einsenkung der Bauchhaut, in welcher das unreife Junge geborgen wird. Wie es aber dort, in Ermangelung einer eigentlichen Zitze, zum Genusse der Milch kommt, ist bis jetzt nicht bekannt.

Jene Mammartaschenanlage repetirt sich nun ontogenetisch bei jedem Säugethier der Art, dass die Epidermis gegen das Corium einwuchert und dann vom Grund der Tasche aus cylindrische, mehr oder weniger sich verzweigende Fortsätze treibt. Nur letztere sind

---

1) Ob der jeder Erhebung entbehrende Zustand von Ornithorhynchus der ursprünglichere, oder der secundär erworbene ist, steht noch dahin. Vielleicht bildet sich hier nur periodisch (in der Brunstzeit) eine Tasche.

die eigentlichen Drüsen, während die Mammartasche nur die eingesunkene Hautoberfläche bedeutet und als solche alle Gebilde tragen kann, welche genetisch zur Haut gehören, wie z. B. Haare etc.

Nun sind bezüglich des Modus der Zitzenbildung zwei Möglichkeiten denkbar. Entweder erhebt sich der die Tasche begrenzende Cutiswall und bildet so eine, vom sogen. Strichcanal durchzogene Röhre, in deren Grund die eigentlichen Drüsencanäle einmünden, oder aber das Drüsenfeld erhebt sich zu einer Papille, während der Cutiswall zurücktritt. Im letzteren Fall, welcher auf die Beutler, auf die Halbaffen, Affen und den Menschen Anwendung findet, wäre somit die Zitze eine secundäre, im ersteren Fall dagegen, welcher die Carnivoren, Schweine, Pferde und Wiederkäuer betrifft, eine primäre Bildung. Letztere findet sich schon bei gewissen Beutlern (Phalangista vulpina) angebahnt und setzt sich von hier aus auf die Carnivoren fort.



Fig. 14. *A* Wahre- und *B* Pseudo-Zitze nach Gegenbaur.

Die Zahl der Zitzen entspricht im Allgemeinen der Zahl der gleichzeitig erzeugten Jungen. Häufig sind sie in zwei, nahezu parallelen, an der Bauch- und Brustgegend dahinziehenden Reihen angeordnet, oder sitzen sie in der Inguinalgegend, wie bei Ungulaten und Cetaceen, oder endlich sind sie auf die Brustgegend beschränkt, wie bei Elephanten, Sirenen, manchen Halbaffen, Chiropteren und Primaten.

Bei den Männchen ist der Milchdrüsenapparat rückgebildet, doch gehört es zu den gewöhnlichsten Vorkommnissen, dass neugeborene und auch in der Pubertätszeit stehende Knaben wirkliche Milch, sogen. „Hexenmilch“ produciren. Auch milchende Ziegenböcke sind mit Sicherheit constatirt. Sehr merkwürdig ist das Auftreten überzähliger Brüste und Brustwarzen bei Weibern und Männern (Polymastie und Polythelie). Sie finden sich vorzugsweise im Bereiche des Thorax und sind im Sinne eines Rückschlages in eine durch zahlreichere Brüste, sowie durch eine grössere, auf einmal producirte Zahl von Jungen, characterisirte Urform zu deuten. Ein solcher Rückgang der Polymastie auf die Bimastie vollzieht sich heute noch vor unseren Augen und zwar bei den Prosimien. Hier gehen nemlich die inguinalen und abdominalen Zitzen einer regressiven Metamorphose entgegen, während das Brustzitzenpaar florirt. Damit steht auch im Einklang, dass die meisten Halbaffen nur ein Paar Junge werfen, die sie an der Brust mit sich herumtragen. So vermögen sie sich am günstigsten, d. h. am freiesten (beim Klettern z. B.) zu bewegen und diese Thatsachen erklären den Rückgang der übrigen Zitzen.

Die anfangs solid sich anlegenden Drüsenmassen höhlen sich erst secundär aus und differenziren sich später in Acini, Milchgänge, Milchsinus und Ausführungsgänge. Das ganze Zwischengewebe ist während der Lactation von weissen Blutkörperchen (Leukocyten) strotzend erfüllt und möglicherweise verdanken die unter dem Namen des Colostrums und der Milchkügelchen bekannten Formelemente der Milch den obgenannten, die Wand der Acini durchsetzenden Zellen ihren Ursprung.

Litteratur. F. E. Schulze, *Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat, Bd. III.* A. Ecker u. R. Wiedersheim, *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—82.* F. Leydig, *Ueber die allgem. Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XII. 1876.* W. Pfitzner, *Die Epidermis der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.* R. Wiedersheim, *Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien etc. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. XXVII.* C. Kerbert, *Ueber die Haut der Reptilien und andrer Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XIII.* Th. Studer, *Die Entwicklung der Federn. Inaug.-Diss. Bern 1873.* Derselbe, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.* C. Gegenbaur, *Zur genaueren Kenntniss der Zitzen der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.* H. Klaatsch, *Zur Morphologie der Säugethierzitzen. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1883.* Leichtenstern, *Ueber überzählige Brüste. Arch. f. pathol. Anat. 1878.* A. Rauber, *Ueber den Ursprung der Milch und die Ernährung der Frucht im Allgemeinen. Leipzig 1879.* G. Rein, *Untersuch. über die embr. Entw.-Geschichte der Milchdrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX u. XXI. 1882.* P. Unna, *Beitr. zur Histologie und Entw.-Geschichte der menschl. Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.* W. Waldeyer, *Atlas der menschl. und thier. Haare etc. Lahr 1884.* R. Zander, *Die frühesten Stadien der Nagelentwicklung und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. 1884.*

B. Skelet.

I. Hautskelet.

Die Betrachtung des Hautskeletes wird derjenigen des Innenskeletes passend vorangestellt, da wir in ihm eine phyletisch ältere Bildung zu erblicken haben, als in letzterem. Dieser Satz wird nicht nur durch palaeontologische Befunde, wie z. B. durch die Panzerfische des Devons, des Silurs, durch die stark gepanzerten Amphibien der Kohlen-, Trias- und Juraformation, sondern auch durch die Ontogenie bestätigt, insofern im werdenden Thierkörper Kalkablagerungen resp. Verknöcherungen im Corium oder Perichondrium lange vorher auftreten können, bevor es zur Bildung centraler, in den einzelnen Theilen des Knorpelskeletes platzgrei-

fender Ossificationsherde kommt. Am besten illustrirt wird dieses durch das Verhalten der Fische und Amphibien. So ist, um nur ein Beispiel anzuführen, der junge Balistes schon mit einem fertigen Hautpanzerkleid ausgerüstet, wann am Primordialcranium kaum die erste Verknöcherung beginnt.

Das Exoskelet ist in seiner ersten Entstehung zurückzuführen auf die Bildung von kleinen, je auf einem Basalplättchen befestigten Zähnen, welche über die ganze Haut zerstreut liegen und

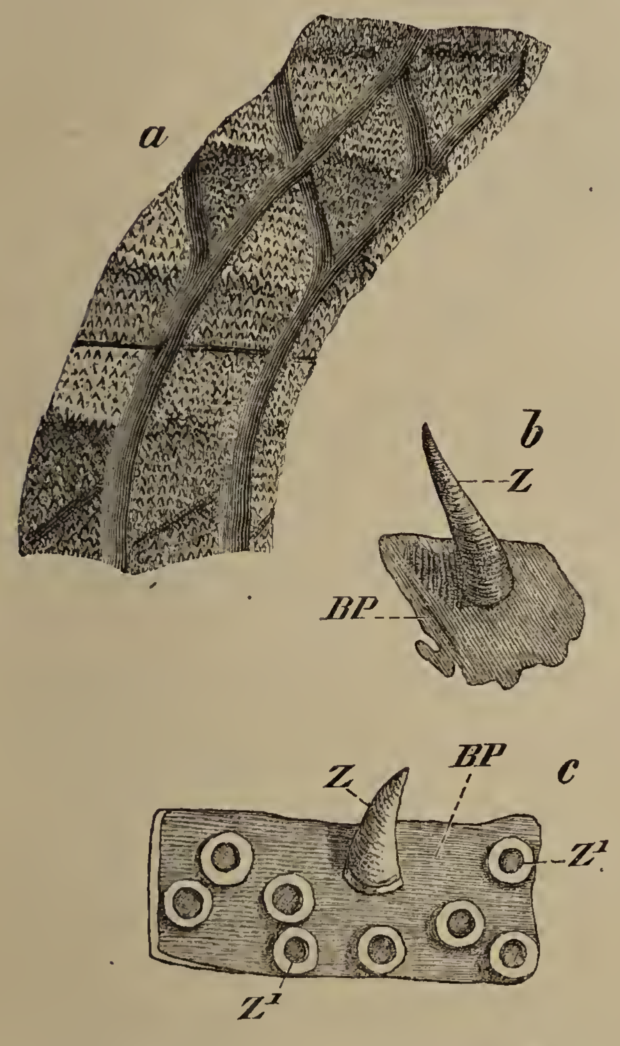


Fig. 15 (nach O. Hertwig). *a* Hautpanzer von Hypostoma Comm. *b* Zähnchen aus der Bauchhaut von Callichthys. *c* Flossenplättchen (Schwanzflosse) von Hypostoma. *Z* Hautzähne, welche bei Z 1 von ihrem Sockel abgebrochen sind. *BP* Basalplatte.

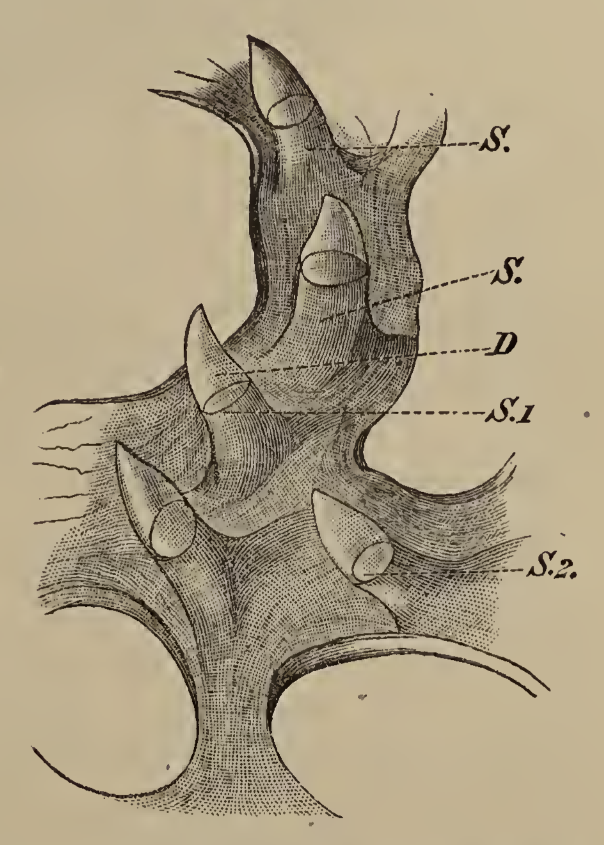


Fig. 16. Hautzähne von Protopterus. *D* Der eigentliche Zahn, *S*, *S* der Zahnsockel, dessen obere Oeffnung bei S^1, S^2 durch den transparenten Zahn (*S*) hindurch im optischen Querschnitt erscheint.

welche ganz denselben Bau aufweisen, wie wir ihn von den eigentlichen, das Gebiss der Wirbelthiere constituirenden Zähnen später eingehend zu schildern haben werden.

Solche Hautzähnchen finden sich nun in der Haut der Selachier, der Ganoiden, Siluroiden und Dipnoër, und wenn man bedenkt, wie die obgenannten Basalplättchen unter einander zu Bändern und Netzen zusammenfliessen können (Fig. 15, 16), so hält es nicht schwer, aus diesem Vorgange auch die mächtigen Schilder abzuleiten, welche sich bei Panzerganoiden, Panzerwelsen, Lophobranchiern u. a. zu einem festen Knochencürass zu-

sammenfügen. Ja man darf dies füglich noch weiter ausdehnen und sämmtliche Schuppenbildungen der Fische, sowie die Be-

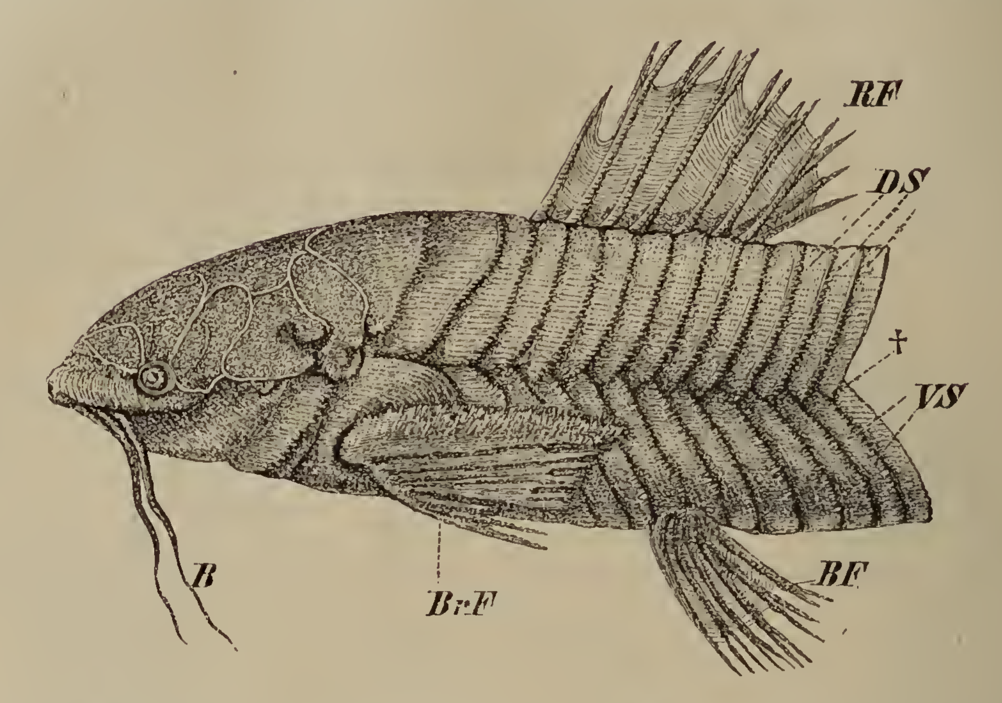


Fig. 17. Hautpanzer von Callichthys. *B* Barteln, *Br F* Brustflosse, *B F* Bauchflosse, *RF* Rückenflosse, *DS* und *VS* Dorsale und ventrale Knochenschilder.

legknochen des Schultergürtels und des Primordialschädels in ihrer ersten (phyletischen) Entstehung auf jenen Process zurückführen.

Von dem oben schon erwähnten starken Hautpanzer untergegangener Amphibiengeschlechter haben sich auf die heutigen Formen dieser Thiergruppe nur geringe Spuren vererbt. Dahin gehören die Knochenplatten, welche sich in der Rückenhaut gewisser Anuren (Ceratophrys dorsata und Ephippifer aurantiacus) entwickeln und ferner die zwischen die Hautschienen eingesprengten Schuppen der fusslosen Amphibien, der Gymnophionen oder Coecilien. Letztere lassen sich auf das Schuppenkleid der uralten Molche (Discosaurus) der Kohlenformation zurückführen.

Noch viel mächtiger aber gestaltete sich der Hautpanzer untergegangener Reptiliengeschlechter, wie z. B. der mancher Ornithosceliden (Stegosaurus). Hier entwickelten sich metergrosse Knochenplatten und Knochenstacheln bis zu 63 Centim. Länge in der Rückengegend. Auch der Teleosaurus sowie der triassische Aëtosaurus ferratus besassen ein starkes Exoskelet. Unter den heutigen Reptilien zeichnen sich die Crocodilier und namentlich die Schildkröten durch ein wohl entwickeltes Hautskelet aus. So unterscheidet man bei den letzteren einen aus zahlreichen Stücken bestehenden Rücken- und Bauchschild (Carapax und Plastron). Beide entstehen z. Th. unabhängig vom knorpelig praeformirten Innenskelet, d. h. nur als reine Bindegewebsverknöcherungen, was aber nicht ausschliesst, dass das Exoskelet an manchen Stellen zu dem Innenskelet in innige Lagebeziehung treten und letzteres wohl auch da und dort verdrängen kann.

Dass die Vögel beim Hautskelet nicht in Betracht kommen können, wurde schon oben, im Capitel über die Haut, bemerkt.

Ob das unter den Säugern nur bei den Loricata, d. h. bei den Gürtel- und Schuppenthieren auftretende Hautskelet direkt von jenem der Reptilien abzuleiten, oder ob es, was viel wahrscheinlicher ist, als eine selbständige Bildung, d. h. als ein neuer Erwerb aufzufassen ist, steht noch dahin.

So sehen wir also, je mehr wir in der Thierreihe emporsteigen, das Exoskelet immer mehr in den Hintergrund treten, während andrerseits das Entoskelet eine immer gössere Rolle zu spielen berufen ist.

Litteratur. O. Hertwig, *Ueber Bau und Entwickelung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII. N.F. I. Derselbe, Ueber das Hautskelet der Fische (3. Aufsätze). Morphol. Jahrb. Bd. II, 1876. Bd. V, 1879, Bd. VII, 1881.* R. Wiedersheim, *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879. Derselbe, Zur Histologie der Dipnoërschuppen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XVIII. 1880.* H. Credner, *Die Stegocephalen (Labyrinthodonten) aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. Zeitschr. der deutsch. geolog. Gesellschaft 1881, 1882, 1883.* A. Fritsch, *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag. (Noch in Fortsetzung begriffen).* O. C. Marsh, *Zahlreiche Aufsätze in American Journal of Science and arts.*

II. Inneres Skelet.

1) Wirbelsäule (Columna vertebralis).

Als Vorläufer nicht nur der Wirbelsäule, sondern des gesammten Skeletes, ist, wie wir aus Fig. 8 ersehen können, ein, in der Längsaxe des Embryos, zwischen Neural- und Visceralrohr verlaufender elastischer Strang, den man als **Wirbelsaite (Chorda dorsalis)** bezeichnet, aufzufassen. Selbst aus einem knorpelartigen Gewebe bestehend, differenzirt sich an der protoplasmatischen Rindenschicht der Chorda eine strukturlose, cuticulare Scheide (Chordascheide oder Elastica limitans interna), welche aber nach Vollendung des Chordawachsthums bis auf minimale Spuren verloren geht.

Nach aussen von dieser inneren Chordascheide bildet sich aus jenem Theil des mesodermalen Gewebes, welches man als Urwirbel oder als Somiten bezeichnet, eine skeletogene Schicht ringsum die Chorda herum. Kommt es an ihrer äusseren Peripherie ebenfalls zu einer cuticularen Abscheidung, so kann man von einer äusseren Chordascheide oder einer Elastica s. Limitans externa sprechen (Fig. 18 *Ee*).

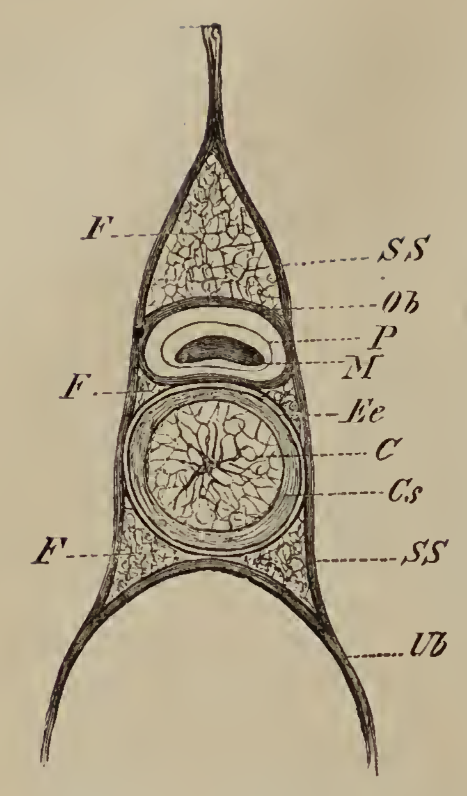


Fig. 18. Querschnitt der Wirbelsäule von Ammocoetes. *C* Chorda, *Cs* Chordascheide, *Ee* Elastica externa, *SS* skeletogene Schicht, *Ob* obere Bögen, *Ub* untere Bögen, *F* Fettgewebe, *M* Medulla spin., *P* Pia.

Die aus faserigem Gewebe bestehende skeletogene Schicht wächst nun dorsal von der Chorda über dem Rückenmark zusammen und bildet so ein continuirliches, häutiges Rohr, welches nur an der Stelle der durchtretenden Rückenmarksnerven unterbrochen ist. Von einer eigentlichen Gliederung, wobei später das Muskelsystem, als formatives Princip, eine grosse Rolle spielt, ist in diesem Entwicklungsstadium, welches man als **häutige Wirbelsäule** bezeichnet, noch nichts zu erkennen. Sie wird erst dadurch eingeleitet, dass in der vorher faserig-häutigen Masse des skeletogenen Gewebes, in unmittelbarer Nähe der Chorda, knorpelige Herde auftreten, welche eine segmentale Anordnung (Metamerenbildung) zeigen und welche die Anlage der Wirbelkörper, resp. Wirbelbogen darstellen. Damit ist das zweite, das **knorpelige Entwickelungsstadium** der Wirbelsäule erreicht und endlich kann es noch zu Ossificationsprocessen kommen (**knöchernes Stadium**). Die sich nicht consolidirenden Gewebstheile werden zu den Bandapparaten der Wirbelsäule (Ligamenta intervertebralia etc.).

Bei diesen eben beschriebenen Differenzirungen des skeletogenen Gewebes erleidet die Chorda dorsalis bei den verschiedenen Thiergruppen ein sehr verschiedenes Schicksal; so kann sie als ein gleichmässig cylindrischer Strang fortbestehen, resp. weiter wachsen, oder erfährt sie von Seiten der Wirbelkörper die mannigfachsten Wachsthumsbeschränkungen (Einschnürungen etc.), oder endlich kann sie gänzlich zu Grunde gehen.

Dazu gesellen sich dann im knorpeligen und knöchernen Stadium die verschiedensten Fortsatzbildungen (Processus spinosi, transversi, articulares etc.), oder kommt es, wie z. B. in der Nacken-, Kreuz- und Steissbeingegend zu Verschmelzungen einzelner Wirbel untereinander.

Alle diese ontogenetisch auftretenden Stadien finden nun in der Stammesentwicklung ihre vollständige Parallele, wie dies die folgenden Capitel darthun werden.

Fische. Die Wirbelsäule aller Fische zeichnet sich durch einen sehr einheitlichen Character ihrer Elemente aus, so dass man stets nur einen Rumpf- und einen Schwanztheil unterscheiden kann. Die Grenze zwischen beiden fällt mit dem Hinterende der Leibeshöhle zusammen.

Während die die ganze Körperlänge durchsetzende Chorda dorsalis des Amphioxus noch den frühesten, embryonalen, gänzlich

ungegliederten Typus darstellt, treten in der Reihe der Cyclostomen schon Knorpelelemente, als Andeutungen von Wirbelkörpern und namentlich von Bogen auf, welche letztere aber dorsalwärts vom Rückenmark noch nicht zusammenschliessen.

An diese Verhältnisse der Cyclostomen lassen sich diejenigen der Knorpelganoiden, Chimären und Dipnoër direkt anknüpfen, insofern sich bei ihnen der metamere Character im Wesentlichen durch die sogenannten oberen Bogen ausspricht.

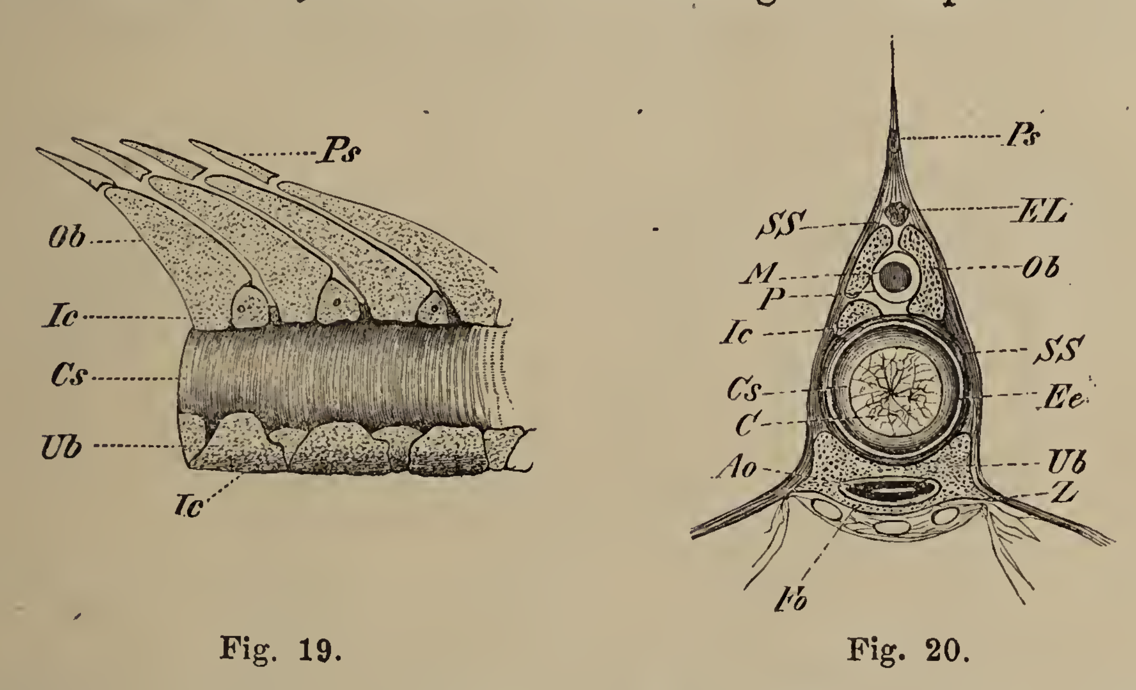


Fig. 19. Wirbelsäule von Spatularia, seitliche Ansicht. Fig. 20. Wirbelsäule von Acipenser ruth. aus dem vorderen Körperabschnitt. *Ps* Processus spinosi, *EL* elastisches Längsband, *SS* skeletogene Schicht, *Ob* obere Bogen, *M* Medulla spinal., *P* Pia, *Ic* Intercalarstücke, *Cs* Chordascheide, *C* Chorda dors., *Ee* Elastica externa, *Ub* untere Bogen, *Ao* Aorta, *Fo* medianwärts einspringende Querspangen der unteren Bogen, welche ventralwärts die Aorta umschliessen, *Z* Basalstümpfe der unteren Bogen.

Statt der Wirbelkörper fungirt hier die starke, concentrisch geschichtete Chordascheide (Fig. 20 *Cs*), und diese ist rings von einer sehnigen, skeletogenen Schicht umgeben (Fig. 20 *SS*), in welcher sich dorsal wie ventral paarig angeordnete Knorpelplatten entwickeln. Die dorsalen wachsen zu den schon erwähnten oberen, die ventralen zu unteren Bogen aus (Fig. 19, 20, *Ob*, *Ub*). Letztere umschliessen in der Schwanzgegend die Aorta- und die Vena caudalis, weiter nach vorne aber kommt es nicht mehr zum Zusammenschluss des Knorpels in der ventralen Mittellinie und in Folge dessen endet der untere Bogen jederseits in einem lateralwärts gerichteten Knorpelzapfen „Basalstumpf", der sich abgliedern und das darstellen kann, was man als Rippe bezeichnet. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Selachiern und Teleostiern. Zur weiteren Festigung der Wirbelsäule treten bei Knorpelganoiden

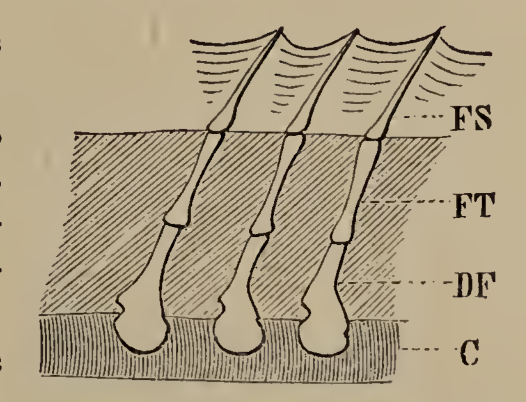


Fig. 21. Stück der Wirbelsäule von Protopterus, seitliche Ansicht. *C* Chorda, *DF* Dornfortsätze, *ET* Flossenträger, *FS* Flossenstrahlen.

und Selachiern zwischen den oberen und unteren Bogen sogenannte Schaltstücke (Intercalaria) auf (Fig. 19, 20 *Ic*).

Eine viel höhere Stufe erreicht die Wirbelsäule der Knochenganoiden dadurch, dass sich bei ihnen rings um die Chorda Knorpel entwickelt, von dem die Bögen unmittelbar auswachsen und von dem die Bildung der eigentlichen Wirbelkörper ihren Ausgang nehmen. Zugleich tritt im Bereich des ganzen Wirbels ein ausgedehnter Ossificationsprocess auf, welcher der Wirbelsäule ein ungemein derbes und festes Aussehen verleiht. Hand in Hand

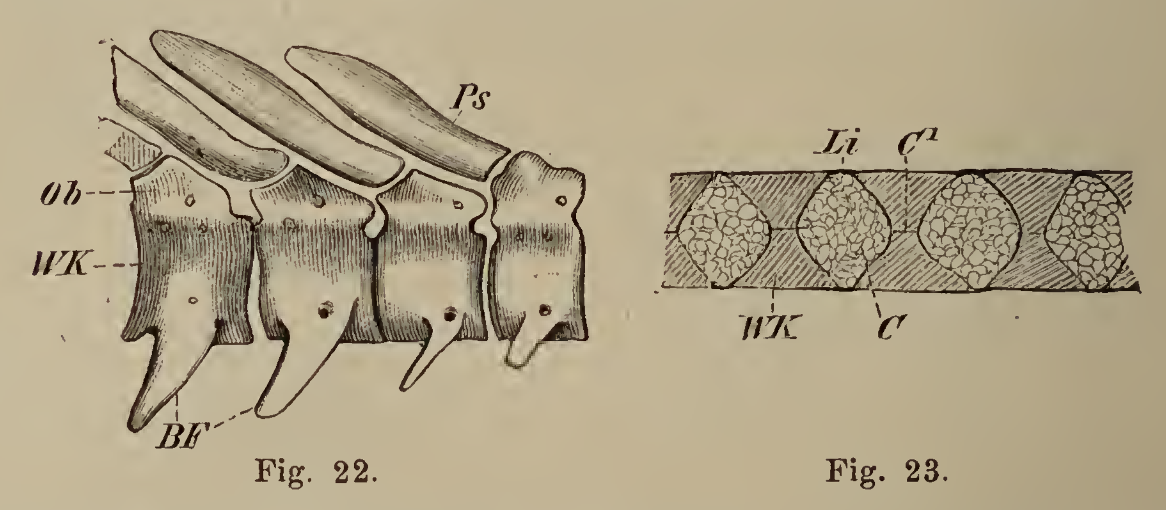


Fig. 22. Fig. 23.

Fig. 22. Stück der Wirbelsäule von Polypterus. *WK* Wirbelkörper, *BF* Basalfortsätze (Basalstümpfe), *Ob* obere Bogen, *Ps* Processus spinosi.

Fig. 23. Schematische Darstellung des intervertebralen Chordawachsthums. *C*, C^1 ausgedehnte und eingeschnürte Chorda, *WK* Wirbelkörper, *Li* Ligamenta intervertebralia.

damit zeigt die Chorda kein gleichmässiges Wachsthum mehr, sondern erscheint im Centrum jedes Wirbelkörpers, also vertebral eingeschnürt, resp. ganz abgeschnürt, während sie intervertebral ausgedehnt bleibt und so gewissermassen die Kitt- oder Ausfüllmasse abgibt für je zwei aneinander stossende Wirbelkörper (Fig. 23 *C*, C^1). Diesen Vorgang können wir bei sämmtlichen übrigen Fischen, also bei Selachiern und Teleostiern wieder constatiren und so wird also hier der Wirbelkörper stets tief biconcav sein und einen Doppelkegel darstellen.

Von diesem Verhalten macht einer der Knochenganoiden, nemlich Lepidosteus, eine bemerkenswerthe Ausnahme, insofern es zwischen den einzelnen Wirbelkörpern zu förmlichen Gelenkbildungen kommt. Am hinteren Umfang jedes Wirbelkörpers entwickelt sich hier eine Grube (Fig. 24 *Gr*), in welcher der nächst hintere Wirbel mit einem Gelenkkopf (*G*) eingelassen ist. Bei ausgewachsenen Exemplaren ist die Chorda (mit Ausnahme der Schwanzgegend) gänzlich verschwunden, in der Foetalperiode aber zeigt sie sich intravertebral ausgedehnt, intervertebral aber eingeschnürt, ein Verhalten, das uns erst wieder bei höheren Typen, wie z. B. bei Reptilien, entgegentritt.

Der primitive Character der Fischwirbelsäule findet unter An-

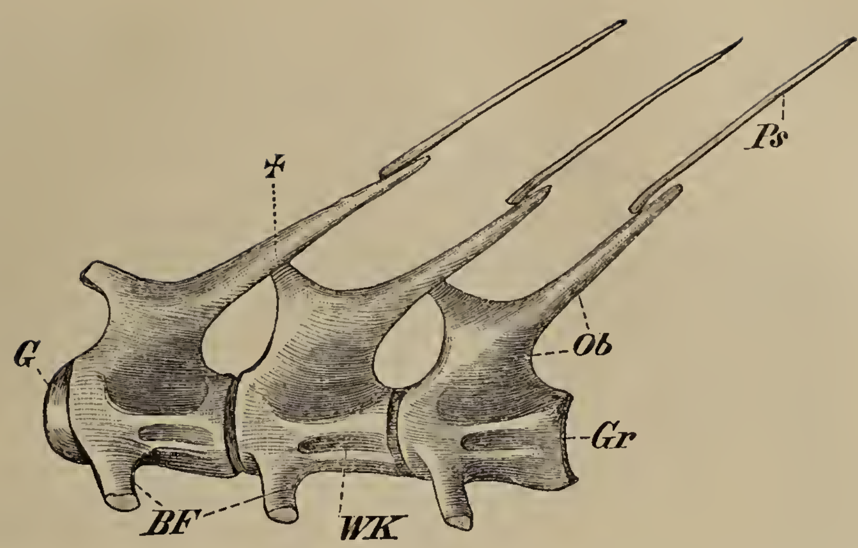


Fig. 24. Stück der Wirbelsäule vou Lepidosteus. *WK* Wirbelkörper, *Gr* Gelenkgruben, in welchen die Gelenkköpfe *G* artikuliren. *BF* Basalfortsätze (Basalstümpfe), *Ob* obere Bogen, † Artikulationsstelle zwischen je zwei Bogen, *Ps* Processus spinosi.

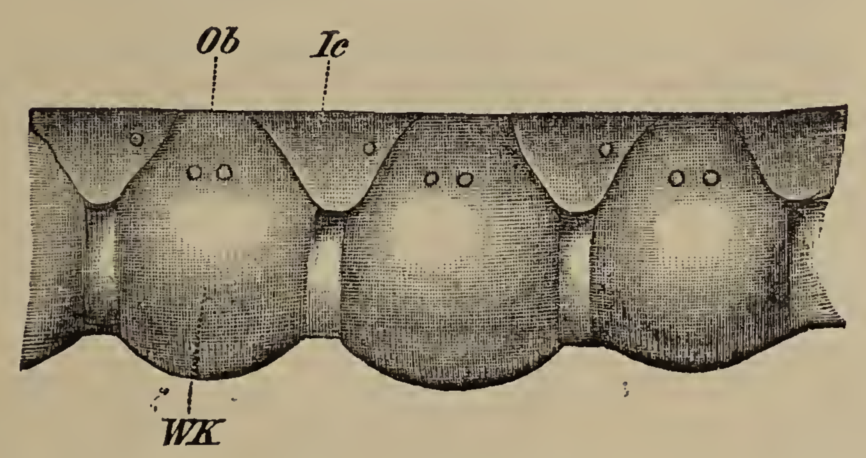


Fig. 25. Stück der Wirbelsäule von Scymnus. *WK* Wirbelkörper, *Ob* obere Bogen, *Ic* Intercalarstücke. Die in den Bogen und den Intercalarstücken sichtbaren Löcher bezeichnen den Austritt der Spinalnerven.

derem auch darin seinen Ausdruck, dass es nur ausnahmsweise zu einer dorsalwärts erfolgenden Verwachsung der Bogentheile untereinander kommt. In der Regel wird der Abschluss durch besondere Knorpelplättchen und ein stets vorhandenes, elastisches Längsband erzielt. Zuweilen keilen sich auch die Dornfortsätze pflockartig zwischen die Bogenhälften hinein. Dasselbe gilt auch für die im Caudalabschnitte der Wirbelsäule auftretenden unteren Bildungen gleichen Namens.

Haie und Ganoiden besitzen eine grössere Wirbelzahl (bis nahe an 400) als die Teleostier, bei welchen selten mehr als 70 Wirbel getroffen werden; der Aal besitzt übrigens circa 200.

Eine besondere Aufmerksamkeit erheischt die Schwanzwirbelsäule der Fische und wir haben dabei von dem primitiven Verhalten des Amphioxus, der Cyclostomen und Dipnoër auszugehen. Hier läuft die Chorda dorsalis vollkommen gerade bis an's Hinterende des Körpers und wird ganz symmetrisch von der Schwanzflosse umgeben. (Homocerker Fischschwanz). Diesem Verhalten begegnen wir auch bei devonischen Fischen, sowie in den



Fig. 26. Schwanz von Protopterus.

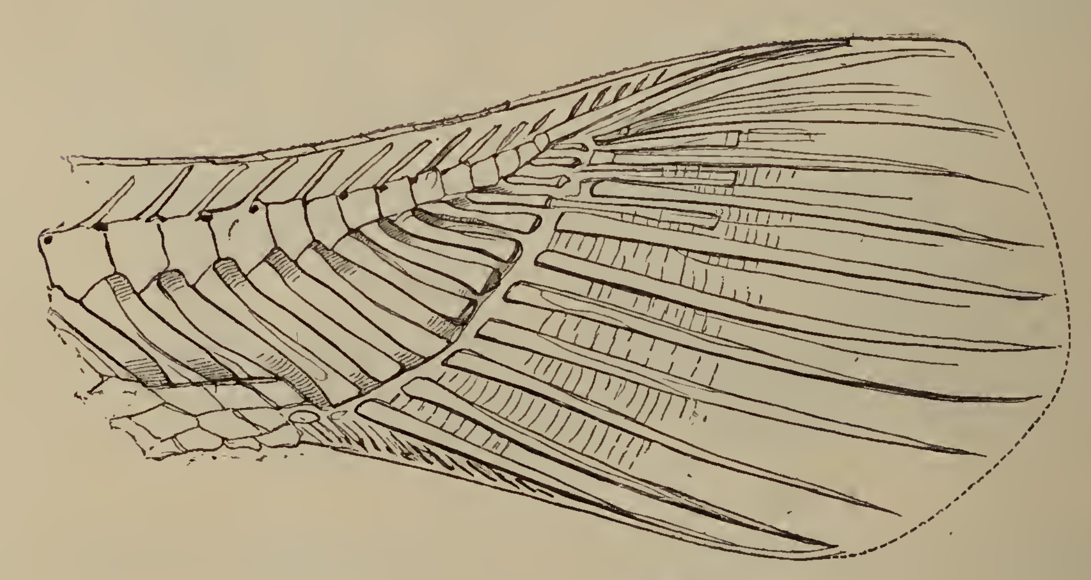


Fig. 27. Schwanz von Lepidosteus.

Jugendstadien der Knochenfische. Bald tritt aber hier, in Folge ungleicher Wachsthumsverhältnisse eine stärkere Entwicklung der ventralen Hälfte der Schwanzflosse resp. ihres Stützskeletes ein und dadurch erfährt die Wirbelsäule eine Abweichung in dorsaler Richtung (Heterocerker Fischschwanz). Die Heterocerkie kann eine äusserlich sofort erkennbare sein (viele fossile Fische), oder ist sie nur eine innerliche und wird durch eine mehr oder weniger symmetrische Schwanzflosse äusserlich maskirt (Lepidosteus, Amia, Salmo, Esox u. v. a.).

Amphibien. Abgesehen von den fusslosen Schleichenlurchen kann man an der Wirbelsäule aller Amphibien einen Hals-, Brust-, Lenden-, Kreuzbein- und Schwanztheil unterscheiden und diese Abgrenzung in zahlreichere Regionen lässt sich von hier bis zu den Säugethieren hinaüf durchführen.

Wie bei den meisten Fischen, so erleidet auch bei den Urodelen im Larvenzustand die Chorda dorsalis eine vertebrale Einschnürung, während sie intervertebral weiter wächst und sich dem entsprechend ausdehnt. Also handelt es sich auch hier um amphicoele Wirbel. Weiterhin entwickeln sich intervertebrale Knor-

pelmassen, welche, centralwärts fortwuchernd, die Chorda mehr und mehr einschnüren, so dass sie schliesslich ganz zum Schwund ge-

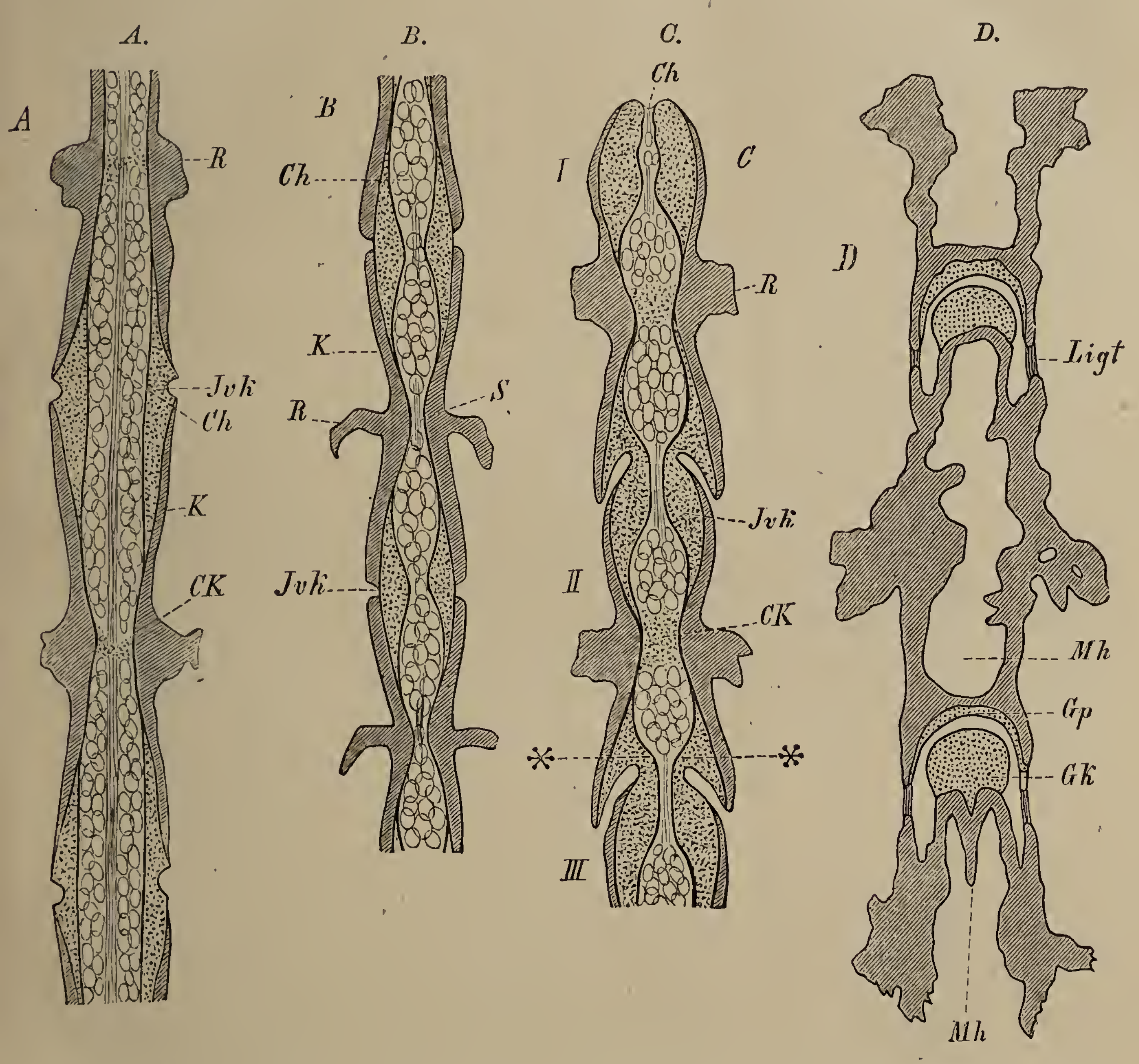
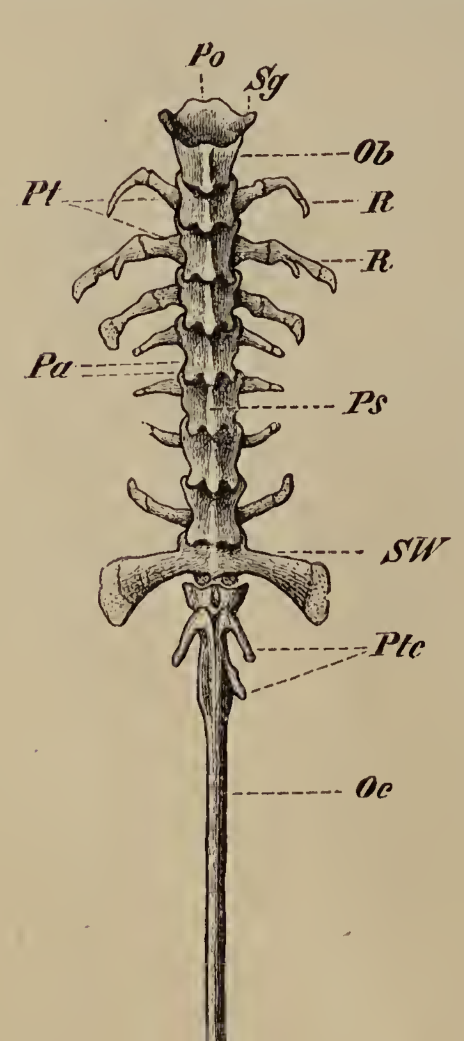


Fig. 28. Längsdurchschnitte durch die Wirbelsäule einiger Urodelen. *A* von Ranodon sib., *B* von Amblystoma tigrinum, *C* von Gyrinophilus porphyr. (die drei vordersten Wirbel *I*, *II*, *III*), *D* von Salamandrina perspic. *Ch* Chorda, *Jvk* Intervertebralknorpel, *CK* Intravertebrale Knorpel- und Fettzellen, *K* Peripherer Knochenmantel des Wirbelkörpers, *R* Rippen- und Querfortsätze, *S* Intravertebrale Einschnürung der Chorda bei Amblystoma tigr. ohne Knorpel- und Fettzellen. ** Die intervertebral liegenden Knorpelcommissuren. *Mh*, *Mh* Markhöhlen, *Gp*, *Gk* Gelenkpfanne und Gelenkkopf. *Ligt* Ligamenta intervertebralia.

bracht werden kann. Endlich tritt ein Differenzirungs-, sowie ein von der Peripherie fortschreitender Resorptionsprocess in den betreffenden Knorpeltheilen auf; es kommt in ihrem Innern zur Bildung einer Gelenkhöhle, so dass man am Wirbelkörper der höheren Urodelen vorne einen von Knorpel überzogenen Gelenkkopf, hinten dagegen eine von Knorpel ausgekleidete Pfanne unterscheiden kann (opisthocoeler Wirbelcharacter). (Ein Blick auf die Fig. 28 *A*—*D* wird dieses deutlich illustriren.)

Somit kann man in der Entwicklung der Urodelenwirbelsäule drei Etappen unterscheiden: 1) eine Verbindung der einzelnen Wirbelkörper durch die intervertebral ausgedehnte Chorda dorsalis, 2) eine Verbindung durch intervertebrale Knorpelmassen und 3) endlich eine gelenkige Verbindung. Diese drei verschiedenen Entwicklungsstadien finden ihre vollkommene Parallele in der Stammesentwicklung der geschwänzten Amphibien, indem sowohl alle fossilen Formen, wie z. B. die Stegocephalen der Kohle und die Labyrinthodonten, als auch die Ichthyoden, Derotremen, sowie viele Salamandrinen einfach biconcave Wirbel ohne Differenzirung von Gelenkköpfen aufweisen.

Während sich nun die Wirbel der Urodelen nicht von der Chordascheide aus, sondern im umgebenden Bindegewebe, ohne praeformirte Knorpelgrundlage, entwickeln, sind diejenigen der ungeschwänzten Amphibien (Anuren), genau wie diejenigen der Selachier, Knochenganoiden und höheren Vertebraten knorpelig praeformirt. Stets kommt es zwischen den einzelnen Wirbelkörpern zu ächten Gelenkbildungen und zwar entsteht der Gelenkkopf in der Regel am hinteren, die Gelenkpfanne am vorderen Wirbelende (procoeler Wirbelcharacter). Ein weiterer Unterschied liegt in dem Verhalten der Chorda, indem sie intravertebral länger persistirt als vertebral, ein Verhalten, das zu den Reptilien hinüberführt. Endlich wäre noch auf die Configuration der Schwanzwirbelsäule, als einen Hauptdifferenz-Punkt zwischen geschwänzten und ungeschwänzten Amphibien aufmerksam zu machen. Der lange, an die Urodelen erinnernde Caudaltheil der Froschlarven-Wirbelsäule geht mit der Verwandlung des Thieres allmälig einer regressiven Metamorphose entgegen und die innerhalb des Rumpfes gelegenen Wirbel fliessen schliesslich zu einem langen, ungegliederten, dolchartigen Knochen, dem sog. Steissbein (Os coccygis) synostotisch mit einander zusammen (Fig. 29 *Oc*).



Die oberen Wirbelbogen entstehen in direktem Zusammenhang mit den Wirbelkörpern und dies gilt auch für die unteren. Letztere sind einzig und allein auf die Schwanzwirbelsäule der Urodelen beschränkt und ent-

Fig. 29. Wirbelsäule von Discoglossus pictus, *Pa* Processus articulares, *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi der Rumpfwirbelsäule, *Pte* Processus transversi der Caudalwirbelsäule (*Os* coccygis, *Oc*) *SW* Sacralwirbel, *Ob* oberer Bogen des ersten Wirbels, *Sg* seine seitlichen Gelenkflächen, *Po* sein vorderer Fortsatz, *R* Rippen.

sprechen offenbar den früher schon erwähnten Basalstümpfen der Ganoiden-Wirbelkörper. Die vordersten von ihnen fungiren da und dort noch als Rippenträger und dieser eine Umstand genügt schon, um die frühere Ansicht, wonach die unteren Bogen modificirte Querfortsätze[1]) oder festgewachsene Rippen sein sollen, als unhaltbar erscheinen zu lassen.

Die Dornfortsätze, sowie die vom zweiten Wirbel an auftretenden, in der Regel doppelwurzeligen Querfortsätze zeigen die allerverschiedensten, häufig nach Körpergegenden variirenden Gestaltungen und Grössenverhältnisse. Eine besonders starke Entfaltung — und dies gilt vor Allem für die Anuren — zeigt der Processus transversus des das Becken tragenden, einzigen Sacralwirbels.

Eine den Fischen gegenüber ganz neue Einrichtung stellen die Gelenkfortsätze (Processus articulares) dar. Sie sind von den Urodelen an Gemeingut aller über ihnen stehenden Vertebraten und entspringen stets mit einem vorderen und hinteren Paar von der Basis des Wirbelbogens. Indem nun ihre überknorpelten Flächen von Wirbel zu Wirbel dachziegelartig übereinander greifen und indem auch nicht selten die Dornfortsätze in einem gegenseitigen Gelenkverhältniss stehen, resultirt daraus eine Wirbelsäule, die mit einer fein gegliederten, leicht beweglichen Kette zu vergleichen ist.

Von den Amphibien an macht sich von Seiten der Halswirbel und des Schädels das Bestreben bemerklich, eine immer freiere Beweglichkeit zu erreichen. In Folge davon differenzirt sich der erste Halswirbel, der sogenannte Atlas, in ganz bestimmter Weise und zeigt z. B. bei Amphibien, wo er in seiner Grundform nur einen einfachen, mit den beiden Hinterhauptscondylen und der Basis cranii articulirenden Ring darstellt, den übrigen, mit reichlichen Fortsatzbildungen versehenen Wirbeln gegenüber, ein negatives Verhalten. Wie eingehende Studien gezeigt haben, entspricht übrigens der Atlas der Amphibien nicht demjenigen der übrigen höheren Vertebraten, sondern vielmehr dem zweiten Halswirbel der letzteren, dem Epistropheus. Bewiesen wird dieses dadurch, dass der Atlas der Amphibien im Occipitaltheil des Schädels enthalten ist.

Reptilien. Im Gegensatz zu den zahlreichen fossilen Formen, zeigen nur wenige der heutigen Reptilien, nemlich Hatteria und die Ascalaboten zeitlebens den primitiven, biconcaven Wirbelcharacter mit intervertebral ausgedehnter Chorda dorsalis.

Bei allen übrigen bleibt die Chorda vertebral länger ausgedehnt, geht aber nach vollendetem Wachsthum spurlos zu Grunde und wird durch Knochengewebe ersetzt. Darin, d. h. in der durchweg stärkeren solideren Verknöcherung liegt überhaupt der cha-

1) Von den eigentlichen Querfortsätzen erhalten sich Spuren bis gegen die Schwanzspitze hinaus.

racteristische Unterschied zwischen dem Gesammtskelet der Ichthyopsiden einer- und demjenigen der Amnioten andererseits. In der Regel kommt es zu einer, nach dem procoelen Typus gebildeten Gelenkverbindung zwischen den einzelnen Wirbelkörpern; eine Ausnahme machen nur die obengenannten Sauriergeschlechter mit intervertebralem Chordawachsthum, sowie die Crocodilier, bei welchen intervertebrale Bandscheiben existiren.

Was den Zerfall in einzelne Regionen, sowie das Auftreten von Fortsätzen anbelangt, so gilt dafür die für die Amphibien-Wirbelsäule aufgestellte Eintheilung, doch besteht bei den Reptilien die Halswirbelsäule nicht wie dort, nur aus einem, sondern stets aus mehreren Wirbeln; auch sind stets mindestens zwei Sacralwirbel vorhanden. Ein gewöhnlich aus drei Stücken bestehender Atlas und ein mit einem Zahnfortsatz versehener Epistropheus sind überall gut entwickelt.

In Folge des mangelnden Schultergürtels kann man an der Wirbelsäule der Schlangen und Amphisbänen, wie wir dies auch von den Schleichenlurchen constatirt haben, nur einen Rumpf- und Caudaltheil unterscheiden.

Eine besondere Beachtung verdient die Wirbelsäule der Schildkröten, da sie zum grossen Theil mit den Hautknochen des Rückenschildes verwächst und so auf eine gewisse Strecke starr und unbeweglich wird.

Bei der Variabilität der Wirbelzahl verschiedener Regionen gilt als durchgehendes, für die ganze Wirbelthierreihe anwendbares Gesetz, dass sich jene stets auf Kosten benachbarter vergrössern; so besitzen z. B. die Lacertilier viel weniger Halswirbel und desto mehr Brustwirbel, während bei andern, namentlich bei ausgestorbenen Formen (z. B. bei Plesiosaurus), die Halswirbelsäule wieder an Länge prävalirt und andererseits der Thorax und der zugehörige Wirbelsäulenabschnitt sich verkürzt.

Bei den Reptilien der Vorzeit, die sowohl nach Grösse als nach Reichthum der Arten die heutigen Vertreter der Gruppe häufig übertrafen, bestand das Kreuzbein nicht selten aus mehr als zwei, nemlich aus 4—5 Wirbeln (Ornithosceliden).

Von den monströsen Verhältnissen dieser alten Reptiliengeschlechter kann man sich durch folgende Thatsachen eine Vorstellung machen:

Der zu den Dinosauriern gehörige Atlantosaurus immanis Nord-Amerikas erreichte eine Länge von circa 80 Fuss und besass einen Oberschenkel, der über 8 Fuss lang und oben 25 Zoll breit war. Der Querdurchmesser der einzelnen Wirbel betrug 16 Zoll, ja der in denselben Schichten vorkommende Apatosaurus laticollis besass Halswirbel, die eine Breite von $3\frac{1}{2}$ Fuss erreichten.

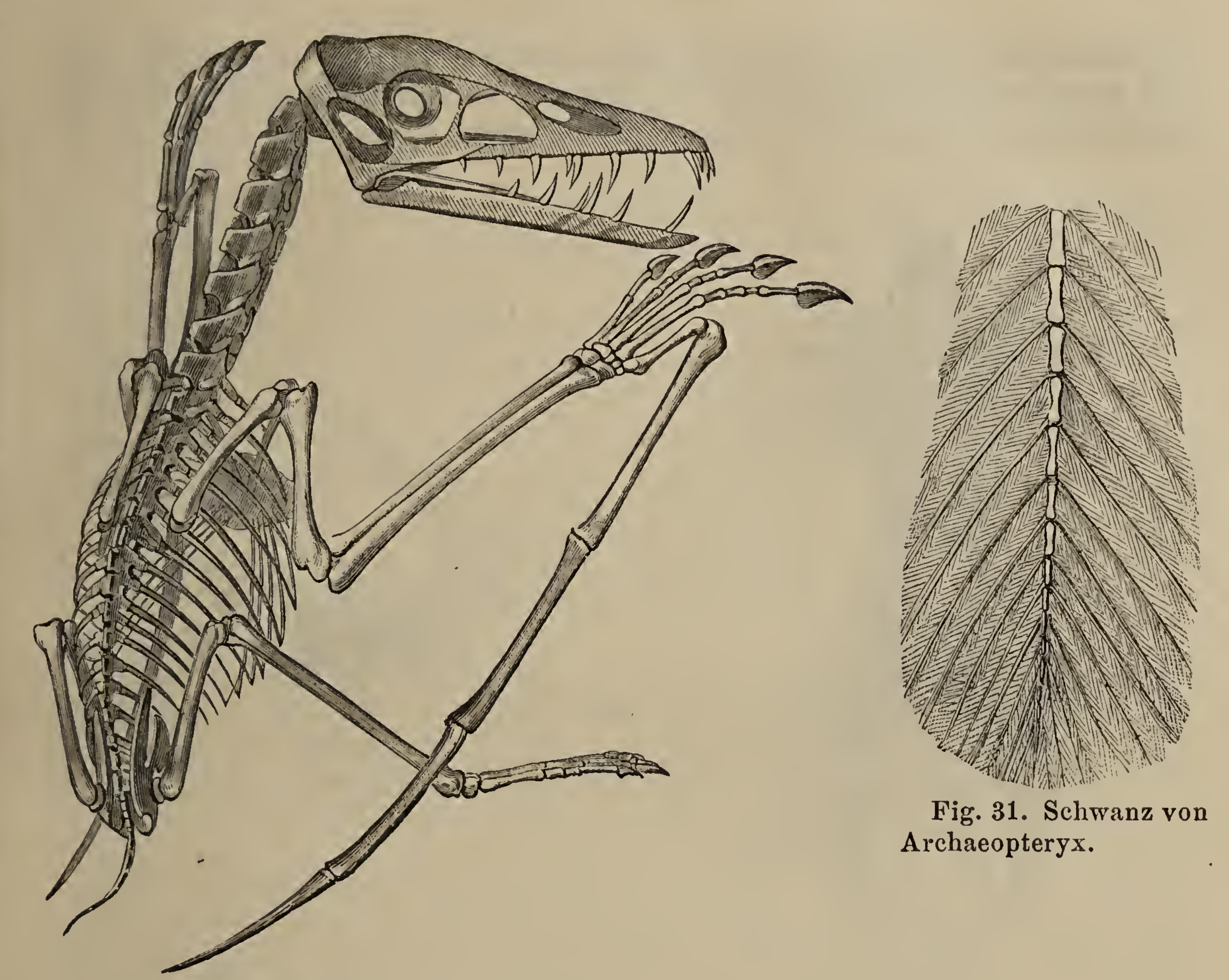


Fig. 31. Schwanz von Archaeopteryx.

Fig. 30. Pterodactylus, nach Goldfuss.

Die Kenntniss der untergegangenen Reptiliengeschlechter ist deswegen von allerhöchstem Interesse, weil wir in manchen Gruppen wichtige Anknüpfungspunkte an die Vögel erblicken dürfen. Dass letztere aus jenen hervorgegangen sind, kann heutzutage keinem Morphologen mehr als zweifelhaft erscheinen. Dies beweist schon die Schwanzwirbelsäule des früher schon erwähnten, im bayerischen Jura bei Solenhofen gefundenen Archaeopteryx. Hier liegt uns ein Thier vor, welches die specifischen Merkmale eines Reptils mit denjenigen eines Vogels vereinigt. Zu den ersteren gehört z. B. der Bau der hinteren Extremität, sowie die, wie bei einer Eidechse gebaute, aus zahlreichen Stücken bestehende Schwanzwirbelsäule (Fig. 31). Was das Thier aber wieder als Vogel erscheinen lässt, das ist ein ächtes Federkleid und wie die Federn in biserialer Anordnung auch am Schwanze sitzen, lehrt ein Blick auf die Figur 31.

Vögel. Nicht nur in phylogenetischer, sondern auch in ontogenetischer Beziehung stimmt die Vogelwirbelsäule mit derjenigen der Reptilien überein. Hier wie dort geht die Chorda dorsalis später gänzlich verloren und überall prägt sich eine starke Verknöcherung aus. Wie bei den heutigen Reptilien, so ist das Becken des Vogel-Embryos ursprünglich nur an zwei Wirbeln befestigt,

während der weiteren Entwicklung jedoch werden immer mehr (bis zu 23) Wirbel, nemlich lumbale, thoracale und caudale in's Sacrum einbezogen, wobei sie mit einander verschmelzen (Fig. 32).

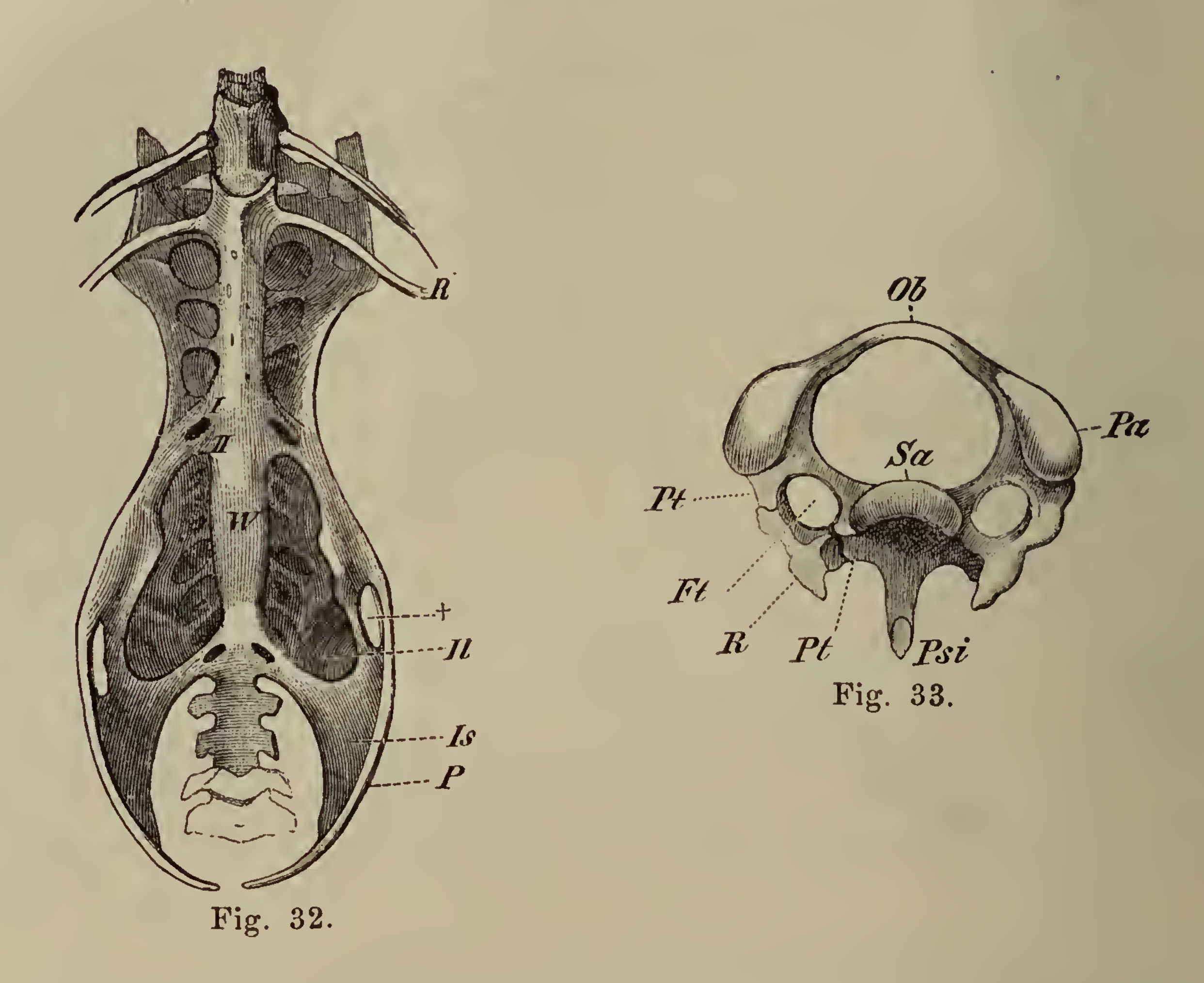


Fig. 32.

Fig. 33.

Fig. 32. Becken von Strix bubo. Ventral-Ansicht. *I*, *II* Primäre Sacralwirbel. *W* Die dahinter liegenden, durch Concrescenz vereinigten, secundären Sacralwirbel. Zwischen *I* und *R* liegen ebenfalls solche. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, † Lücke zwischen Os ilei und Os pubis. *R* Letztes Rippenpaar.

Fig. 33. Dritter Halswirbel von Picus viridis von vorne. *Sa* Gelenkfläche des Wirbelkörpers, *Ob* obere Bogen, *Pa* Processus articul., *Pt*, *Pt* die beiden Spangen des Processus transversus, welche auf der einen Seite mit der Halsrippe *R* synostotisch zusammengeflossen sind, *Ft* Foramen transversarium, *Psi* Dornartiger Fortsatz an der Unterfläche des Wirbels.

Ein weiterer Unterschied zwischen der Reptilien- und Vogelwirbelsäule liegt in dem stets rudimentären Character des Schwanztheiles der letzteren. Dadurch stehen die heutigen Vögel in scharfem Contrast zu ihren jurassischen Vorfahren (vergl. oben).

Der Wirbelbogen und -Körper sind stets aus einem Guss und nicht mehr durch eine Naht getrennt, wie dies z. B. noch bei den Crocodiliern und ausnahmsweise bei den Schildkröten beobachtet wird. Das Gleiche gilt auch vom Atlas und Epistropheus, welche beide stets einheitlicher Natur sind. Am Halstheil, wo die einzelnen Wirbelkörper durch Sattelgelenke äusserst beweglich untereinander verbunden sind, können die zweiwurzeligen Querfortsätze mit den entsprechend gestalteten Rippen zu einer Masse zusammenfliessen (Fig. 32).

Säuger. Direkte Anknüpfungspunkte an Reptilien und Vögel existiren nicht. Die Chorda erhält sich intervertebral länger als vertebral, geht aber mit dem Abschluss der Entwicklung gänzlich zu Grunde.

An ihrer Stelle liegt dann zeitlebens eine gallertige, pulpöse Masse im Centrum der faserknorpeligen Scheiben, welche sich zwischen den Wirbelkörpern entwickeln. Nirgends kommt es zur Differenzirung von Gelenken zwischen den einzelnen Wirbelkörpern, wohl aber existiren, so gut wie bei Amphibien, Reptilien und Vögeln, wohl ausgebildete, von den Wirbelbogen entspringende Processus articulares. Der grössten Beweglichkeit erfreut sich in der Regel die Halswirbelsäule, wo die Wirbelkörper so stark gehöhlt sein können, dass es zur Ausprägung eines opisthocoelen Charakters kommt. Andrerseits beobachtet man aber auch gerade wieder an der Pars cervicalis die ausgedehntesten Verwachsungen der Wirbel untereinander (Cetaceen u. a.).

Der Atlas und Epistropheus unterscheiden sich principiell nicht von den gleichnamigen Theilen der Vögel, wohl aber erscheint die Differenzirung der Wirbelsäule in die einzelnen Regionen durch formelle Verschiedenheiten der zugehörigen Wirbel viel schärfer durchgeführt, als bei allen übrigen Wirbelthierklassen.

Bei langhalsigen Ungulaten (Pferd, Kamel etc.) erreichen die Dornfortsätze der vorderen Rumpfwirbel eine sehr starke Entwicklung und Hand in Hand damit tritt ein kräftiges Nackenband als Träger des schweren Kopfes auf. Letzteres gilt auch für geweihtragende Thiere.

An der Halswirbelsäule können die Querfortsätze ähnlich, wie bei Vögeln mit rudimentären Rippen zusammenfliessen.

Wie bei Reptilien und Vögeln, so sind auch bei Säugern zwei primäre Sacralwirbel vorhanden, später aber treten in der Regel noch einige Caudalwirbel hinzu und es kommt unter allen zu einem mehr oder weniger vollständigen Zusammenfluss. Bei Anthropoiden wie beim Menschen ist der erste Sacralwirbel vom letzten Lendenwirbel unter Erzeugung des sog. Promontorium deutlich abgesetzt.

Die Schwanzwirbelsäule, an welcher sich mit Ausnahme der Sirenen und Cetaceen nie mehr untere Bogen entwickeln, zeigt bezüglich ihrer Ausdehnung grosse Extreme. So stellt sie bei Primaten nur einen stummelartigen, aus wenigen (3—6) Wirbeln bestehenden, rudimentären Anhang dar (Os coccygis). Dass aber auch hier einst eine längere Schwanzwirbelsäule bestanden hat, beweist die über die spätere Schwanzspitze hinaus sich fortsetzende Chorda dorsalis der Embryonen.

Die grösste Zahl von Schwanzwirbeln findet sich bei Affen, sie beläuft sich auf circa 30.

Litteratur. L. Agassiz, *Rech. sur les poissons fossiles. Neuchâtel 1833 bis 43.* O. Cartier, *Beitr. zur Entw.-Geschichte der Wirbelsäule. Zeitschr.*

f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl. 1875. A. Götte, *Beitr. zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XV. 1878.* C. Hasse, *Das natürl. System der Elasmobranchier etc. Jena 1879—82.* A. Günther, *Description of Ceratodus Forsteri. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1871.* C. Gegenbaur, *Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.* C. K. Hoffmann, *Beitr. z. vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. IV.* R. Wiedersheim, *Salamandrina perspicillata. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875. (Annali del Museo civico. Vol. VII).* Derselbe, *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.* Derselbe, *Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morphol. Studien, Heft I. Jena 1880.* C. Gegenbaur, *Beitr. zur Kenntniss des Beckens der Vögel etc. Jenaische Zeitschr. Bd. VI.* O. C. Marsh, *Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed birds of North-America. Washington 1880.* L. Gerlach, *Ein Fall von Schwanzbildung bei einem menschl. Embryo. Morphol. Jahrb. Bd. VI.* C. Rosenberg, *Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.*

---

2. Rippen.

In engstem Connex stehend mit den Myocommata des grossen Seitenrumpfmuskels sind die Rippen segmental angeordnet und durchlaufen ontogenetisch und phylogenetisch ein häutiges, knorpeliges und knöchernes Stadium. Ihre in der Regel von vorne nach hinten fortschreitende Entwicklung ist eine ganz selbständige und ihre Verbindung mit der Wirbelsäule erfolgt erst secundär [1]).

Fische und Dipnoër. Die knorpeligen oder knöchernen Rippen sitzen den früher schon beschriebenen „Basalstümpfen" auf, entspringen also lateral und ventral vom zugehörigen Wirbelkörper. Die Rippen der Fische zeigen insofern ein sehr primitives Verhalten, als sie sich in der Regel über die ganze Länge der Wirbelsäule hin erstrecken. Rippenlose Fische, zu welchen die Lophobranchier und Spatularia gehören, sind selten; dagegen giebt es viele, welche nur rudimentäre Rippen besitzen (viele Knochenfische, Haie).

Wieder bei andern, wie z. B. bei zahlreichen Knochenfischen und Ganoiden, zeigen sie sich sehr stattlich entwickelt und umgreifen die Körperhöhle fassreifenartig, ohne jedoch in der ventralen Mittellinie zusammenzuschliessen.

Ueber die bei gewissen Teleostiern bestehenden Beziehungen der vordersten Rippen zum Gehörorgan wird später die Rede sein.

---

1) Möglicherweise folgen die Rippen der Ganoiden und vielleicht auch diejenigen der Dipnoër einem ganz andern Entwicklungsplan insofern sie sich, wie ich dies früher bei der Schilderung der Wirbelsäule erwähnt habe, von den unteren Bogen abgliedern sollen.

Amphibien. Hier begegnen wir bedeutenden Rückbildungen; einmal sind die Rippen in der Regel auf den Rumpf beschränkt, oder greifen sie bei gewissen Urodelen höchstens noch auf die ersten Schwanzwirbel über, und ferner sind sie, zumal bei den ungeschwänzten Batrachiern so ausserordentlich kurz, dass von einem Umgreifen der Körperhöhle keine Rede mehr sein kann. Bei vielen Anuren sind überhaupt keine deutlich abgegliederten Rippen mehr vorhanden, sondern sind mit den breiten Querfortsätzen zusammengeflossen (Fig. 34 *R*).

Die Rippen der Urodelen sind an ihrem proximalen Ende gegabelt und articuliren so mit den früher schon erwähnten, gespaltenen Querfortsätzen am Wirbelbogen einer- und am Wirbelkörper andrerseits. Nur die an letzterem eingelenkte Spange entspricht ihrer Lage nach den Basalstümpfen der Ganoiden, die andere (dorsale) ist als eine neue Erwerbung zu betrachten. In ganz gleichem Sinn sind die gespaltenen Rippenenden der Reptilien und Vögel, sowie die doppelten Contactflächen der Säugethierrippen an der Wirbelsäule aufzufassen.

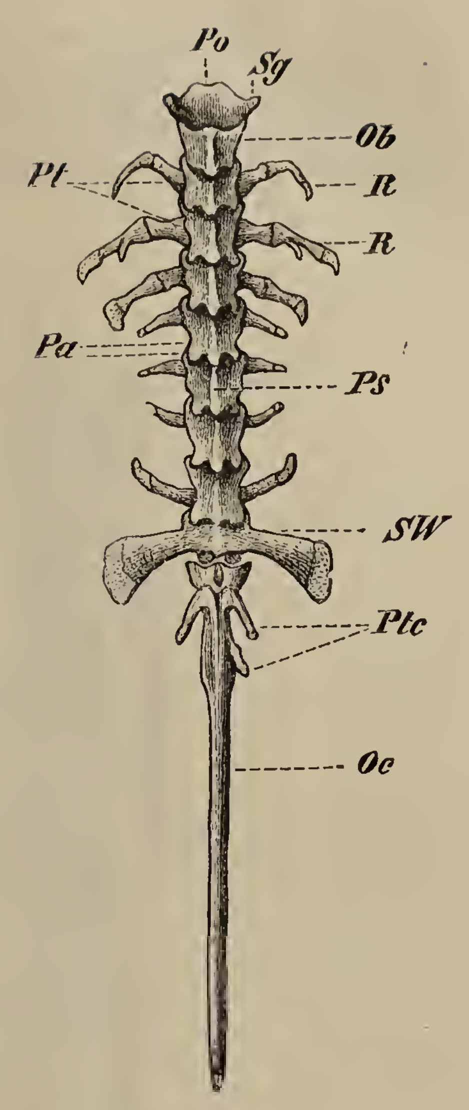


Fig. 34. Wirbelsäule von Discoglossus pictus. *Pa* Processus articulares, *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi der Rumpfwirbelsäule, *Pte* Processus transversi der Caudalwirbelsäule (Os coccygis *Oc*), *SW* Sacralwirbel, *Ob* oberer Bogen des ersten Wirbels, *Sg* seine seitlichen Gelenkflächen, *Po* sein vorderer Fortsatz, *R* Rippen.

Abgesehen vom ersten Wirbel, sind in der Regel alle übrigen Rumpfwirbel der Urodelen mit Rippen versehen und nur in sehr seltenen Fällen (Spelerpes) existiren einige rippenlose (Lenden-) Wirbel.

Reptilien, Vögel, Säuger. Hier begegnen wir durchweg sehr stattlich entwickelten Rippen und stets fliesst eine grössere oder geringere Anzahl derselben bauchwärts zu einem sogenannten Brustbein zusammen. Die hieran betheiligten Rippen werden als „wahre" den „falschen" gegenübergestellt.

Die geringste Differenzirung zeigen die Rippen der Schlangen, indem sie sich hier, ohne ein Brustbein zu bilden, in ziemlich gleichmässiger Form und Grösse vom 3. Halswirbel an den ganzen Rumpf entlang bis zum After erstrecken. Bei Lacertiliern, wo man ein dorsales knöchernes und ein ventrales knorpeliges Stück unterscheiden kann, erreichen sie zu dreien oder vieren das Brust-

bein [1]). Eine viel ausgesprochenere, offenbar mit dem Athmungsgeschäft in Verbindung stehende Gliederung zeigen die Vogelrippen, an welchen sich ausserdem noch sogen. Hackenfortsätze (Processus uncinati) entwickeln. Hierin, wie auch in manchen andern

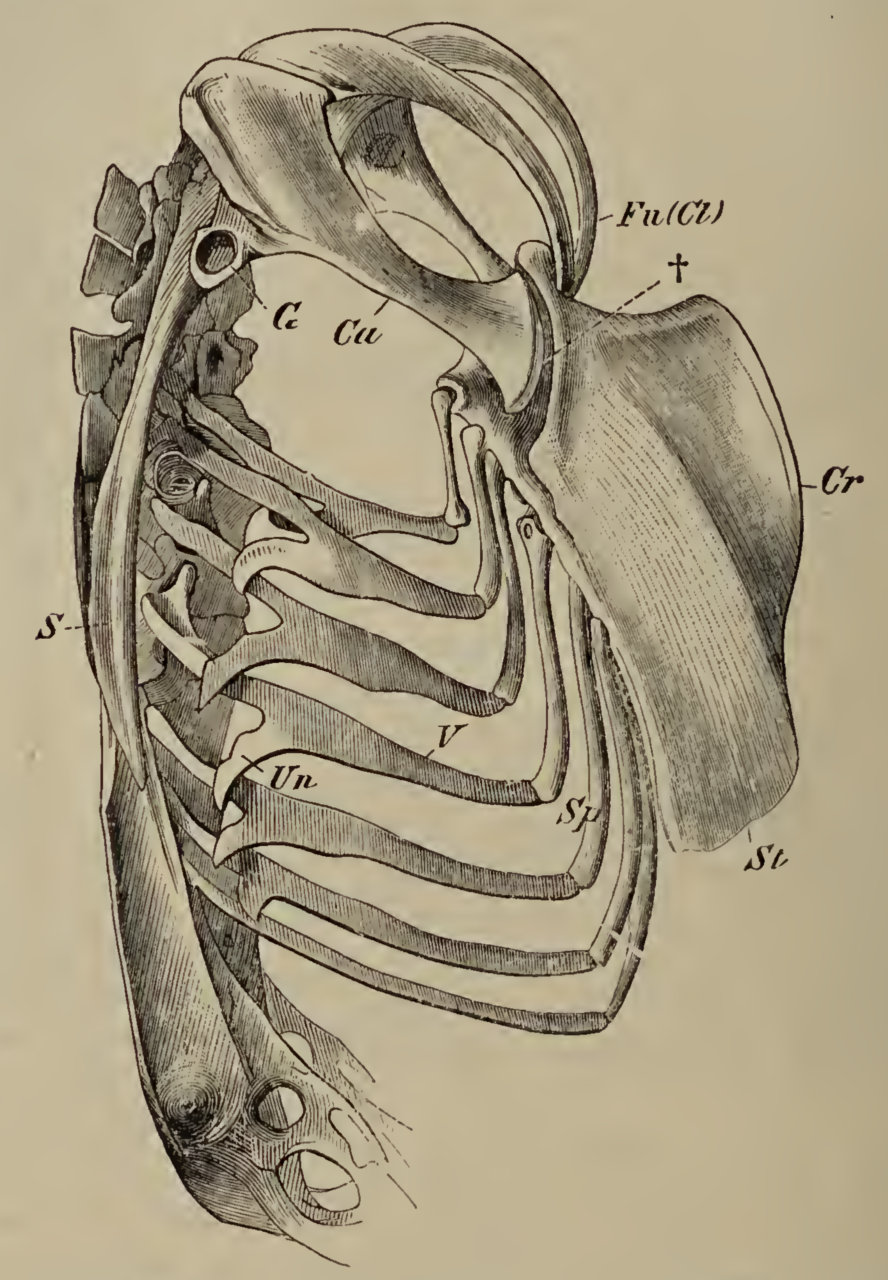


Fig. 35. Rumpfskelet von Strix flammea. *S* Scapula, *G* Gelenkfläche derselben für den Humerus, *Ca* Coracoid, welches mit dem Sternum (*St*) bei † gelenkig verbunden ist, *Fu* (*Cl*) Furcula (Clavicula), *Cr* Crista sterni, *V* vertebraler-, *Sp* sternaler Abschnitt der Rippen, *Un* Processus uncinati.

Punkten, liegen verwandtschaftliche Beziehungen zu den Reptilien, wie z. B. zu Hatteria und den Crocodiliern.

Dass es in der Halsgegend zwischen Rippen und Querfortsätzen bei Vertretern aller Amnioten zu knöchernen Verbindungen kommen kann, wurde schon oben erwähnt und ich will hier nur noch auf die Synostosen zwischen den Rippen der Schildkröten und den Platten ihres Hautskeletes aufmerksam machen.

1) Bei Crocodiliern erreichen 8—9, bei Vögeln 5—10 Rippen das Brustbein. Bei den ersteren, wie auch bei Hatteria, kommt es zu einer Verknöcherung der Inscriptiones tendineae der geraden Bauchmuskeln; Aehnliches zeigen auch zahlreiche fossile Sauriergeschlechter („Bauchrippen“).

An den Costae verae der Säugethiere, und speciell an denjenigen des Menschen kann man ein Capitulum, ein Collum, ein Tuberculum und ein Corpus unterscheiden (Fig. 36).

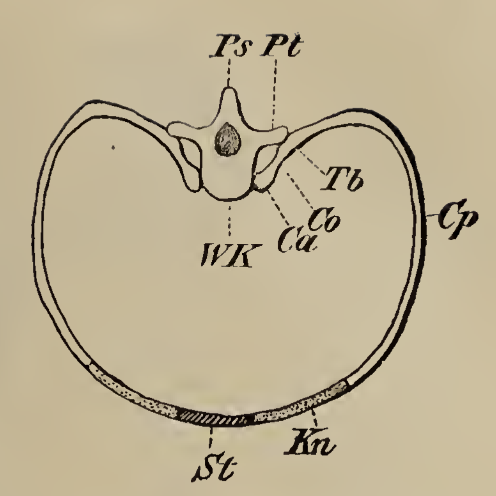


Fig. 36. Rippen-Ring des Menschen. *WK* Wirbelkörper, *Pt*, *Ps* Processus transversus und spinosus vertebrae, *Cp* Corpus-, *Ca* Capitulum-, *Co* Collum-, *T* Tuberculum costae, *Kn* Rippenknorpel, *St* Sternum.

Das Capitulum articulirt mit dem Körper, das Tuberculum mit dem Querfortsatz des Wirbels. Die Zahl der das Brustbein erreichenden Rippen schwankt hier wie überall sehr bedeutend.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass sich — und das weist auf primitive Verhältnisse zurück — auch in der Lenden- und Kreuzbeingegend des Menschen, wo scheinbar keine Rippen mehr auftreten, doch noch solche in foetaler Zeit anlegen. Dass auch die 11. und 12. Rippe des Menschen einem allmäligen Schwund entgegengeht, beweist ihr rudimentärer, in den Grösseverhältnissen sehr schwankender Character. So findet also beim Menschen eine unaufhaltsame fortschreitende Verkürzung der Brustwirbelsäule zu Gunsten einer stets sich verlängernden Lendenwirbelsäule statt und wir können den Satz aufstellen, dass die Verringerung der Rippenzahl in correlativem Verhältniss steht zu einer höheren Entwicklungsstufe des Wirbelthierkörpers im Allgemeinen.

Ich habe oben erwähnt, dass sich auch Kreuzbein-Rippen entwickeln und will nun hinzufügen, dass dieser Satz für die ganze Wirbelthier-Reihe gilt. Mit andern Worten: das Becken wird stets von Sacralrippen getragen, mögen dieselben zeitlebens differenzirt bleiben (Urodelen) oder mit den zugehörigen Querfortsätzen der Sacralwirbel zu einer Masse zusammenfliessen (Amnioten).

3. Sternum.

Bei Fischen nirgends vorhanden, tritt uns das Sternum (Brustbein) zum erstenmal bei Amphibien entgegen und zwar in der Form eines kleinen, in der Medianlinie der Brust gelegenen, mannigfach gestalteten Knorpelplättchens, welches von zwei, in die Inscriptiones tendineae der Brustgegend eingesprengten Knorpelspangen seine Entstehung nimmt und mit welchem die Coracoid- resp. die Epicoracoidplatten des Schultergürtels in lockere oder festere Verbindung treten (Fig. 37 *St*, Co^1).

Seine Phylogenese ist noch gänzlich unbekannt und es ist nicht sicher erwiesen, ob es mit dem gleichnamigen Skeletstück der Amnioten in direkte Parallele gestellt werden darf. Letzteres ist nemlich, wie oben schon angedeutet, costalen Ursprungs und entsteht in der Art, dass jederseits von der ventralen Mittellinie eine An-

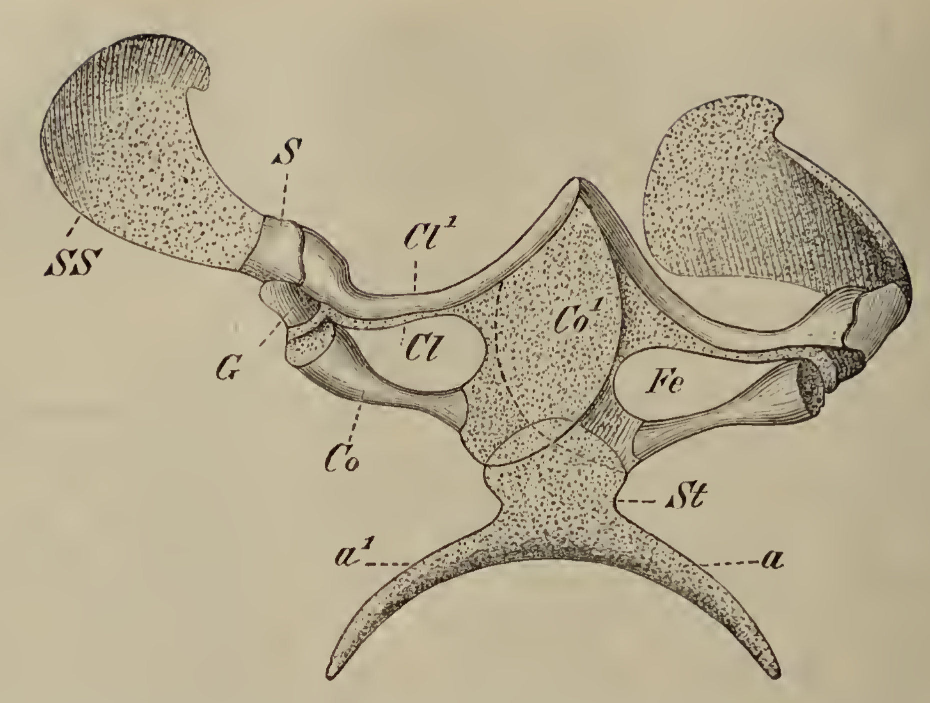


Fig. 37. Schultergürtel und Sternum von Bombinator igneus. *St* Sternum mit seinen beiden Ausläufern (*a*, *a*¹), *S* Scapula, *SS* Suprascapula, auf der linken Seite in situ, rechterseits horizontal ausgebreitet, *Co* Coracoid, *Co*¹ Epicoracoid, welches sich jederseits in den oberen Sternalrand einfalzt, *Cl* knorpelige, *Cl*¹ knöcherne Clavicula, *Fe* Fensterbildung zwischen Clavicula und Coracoid, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

zahl von Rippen zu einem Knorpelstreifen („Sternalleiste") zusammenfliesst. Indem sich nun beide Streifen medianwärts bis zur vollständigen Vereinigung entgegenwachsen, bildet sich schliesslich eine unpaare, knorpelige Sternalplatte, von der sich die betreffenden Rippen, unter Bildung von Gelenken, secundär abgliedern. Weiterhin kommt es dann zur Abscheidung von Kalksalzen (Reptilien) oder zur Bildung von wirklicher Knochensubstanz (Vögel, Säuger).

Dieselben Lagebeziehungen, wie wir sie oben für das Sternum und den Schultergürtel der Amphibien constatiren konnten, existiren nun auch bei Reptilien und Vögeln, ja sogar noch bei den niedersten Säugethieren (Schnabelthiere). Ueberall treten hier (Fig. 41 *Co, Co*¹) die Coracoide mit dem oberen oder dem seitlichen Rande der Brustbeinplatte in direkte Verbindung (vergl. Fig. 35 bei *St* und *Ca*, und Fig. 39, 40 *St*).

Eine mächtige Entfaltung gewinnt das Sternum bei den Vögeln, wo es eine breite, mit einem scharfen Kamm (Crista sterni) (Ursprungsleiste für die Flugmuskulatur) versehene Platte darstellt („Aves carinatae"). Im Gegensatz dazu stehen die durch ein breites, schwach gewölbtes, schildartiges Sternum characterisirten Laufvögel, die Ratiten.

Am Aufbau des Säugerbrustbeins betheiligt sich in der Regel eine viel grössere Anzahl von Rippen, als bei Reptilien und Vögeln. Anfangs aus einer einheitlichen Knorpelplatte bestehend, gliedert es sich später in einzelne Knochenterritorien, deren Zahl den sich ansetzenden Rippen entsprechen kann. In andern Fällen aber, wie z. B. bei Primaten, fliessen die einzelnen Knochenbezirke zu einer

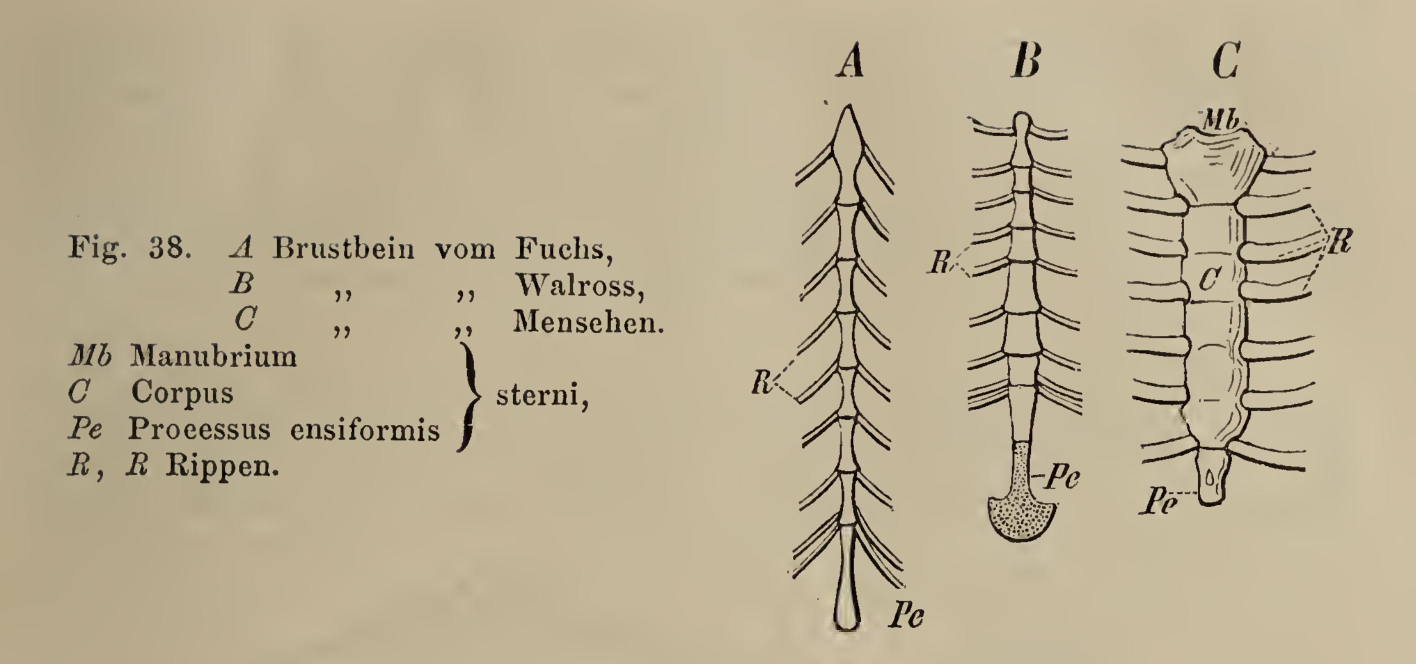


Fig. 38. *A* Brustbein vom Fuchs,
B „ „ Walross,
C „ „ Menschen.
Mb Manubrium (sterni),
C Corpus (sterni),
Pe Processus ensiformis (sterni),
R, *R* Rippen.

langen Platte (Corpus sterni) zusammen, während sich das proximale Ende zum sogenannten Handgriff und das distale zum Schwertfortsatz (Manubrium und Processus ensiformis) differenzirt. Letzterer verdankt seine Entstehung dem in foetaler Zeit ventralwärts zusammenfliessenden, achten Rippenpaar (Fig. 38 *C*).

4. Episternum.

Unter Episternum versteht man eine Knorpel- oder Knochenplatte, welche dem proximalen Ende des Sternums aufsitzt und

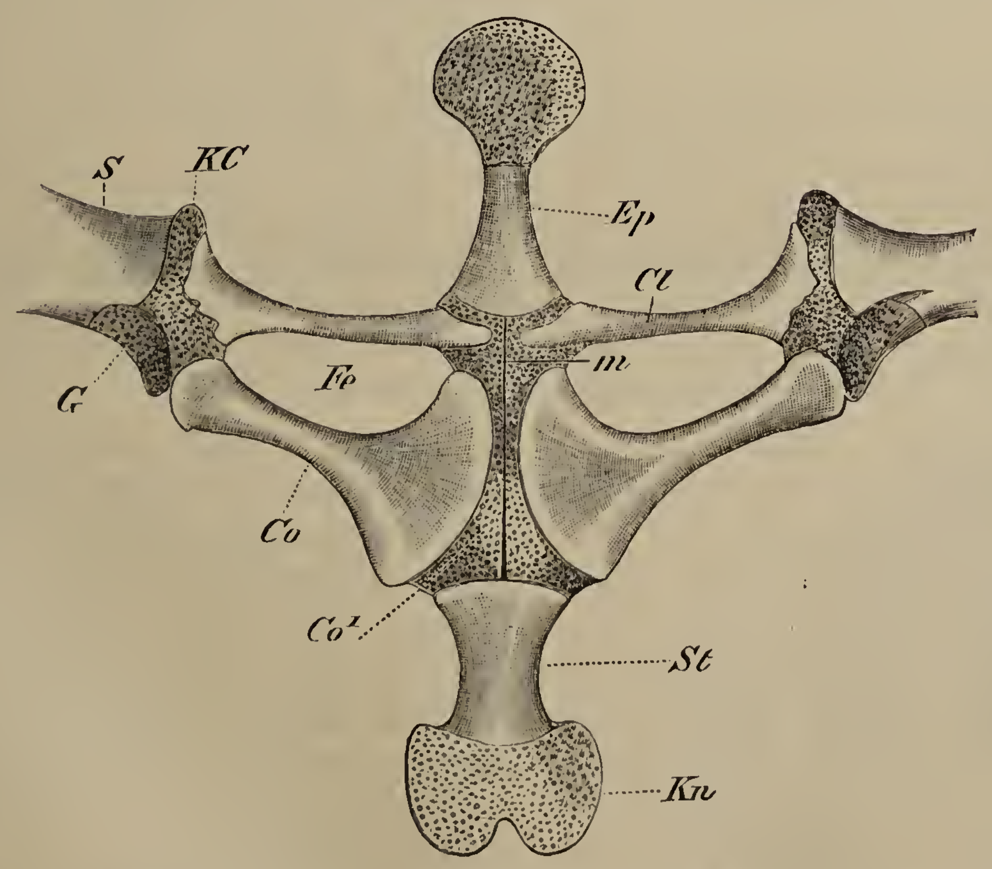


Fig. 39. Ventraler Theil des Schultergürtels von Rana esculenta. *St* knöchernes-, *Kn* knorpeliges Sternum, *S* Scapula, *KC* Knorpelcommissur zwischen letzterer und der Clavicula (*Cl*), *Co* Coracoid, *Co*¹ Epicoracoid, *m* Nahtverbindung zwischen beiden Epicoracoiden, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *Fe* Fensterbildung zwischen Coracoid und Clavicula, *Ep* Episternum.

welche mit letzterem entweder nur durch fibröses oder knorpeliges Gewebe oder mittelst einer Synostose verbunden ist. Genetisch ist das Episternum auf die medialen, später sich abschnürenden Schlüsselbeinenden zurückzuführen, so dass bei Mangel einer Clavicula nie von einem Episternum die Rede sein kann. Diese Zusammengehörigkeit findet auch darin ihren Ausdruck, dass beide Theile zeitlebens in Verbindung bleiben (Fig. 39).

Zum erstenmal begegnen wir einem Episternalapparat bei zahlreichen, ungeschwänzten Batrachiern, wie z. B. beim Frosch (Fig. 39 *Ep*). Bei Reptilien stellt er eine kreuz- oder Tförmige, dünne Knochenplatte dar (Fig. 40 *Ep*), bei Vögeln aber wachsen die beiden

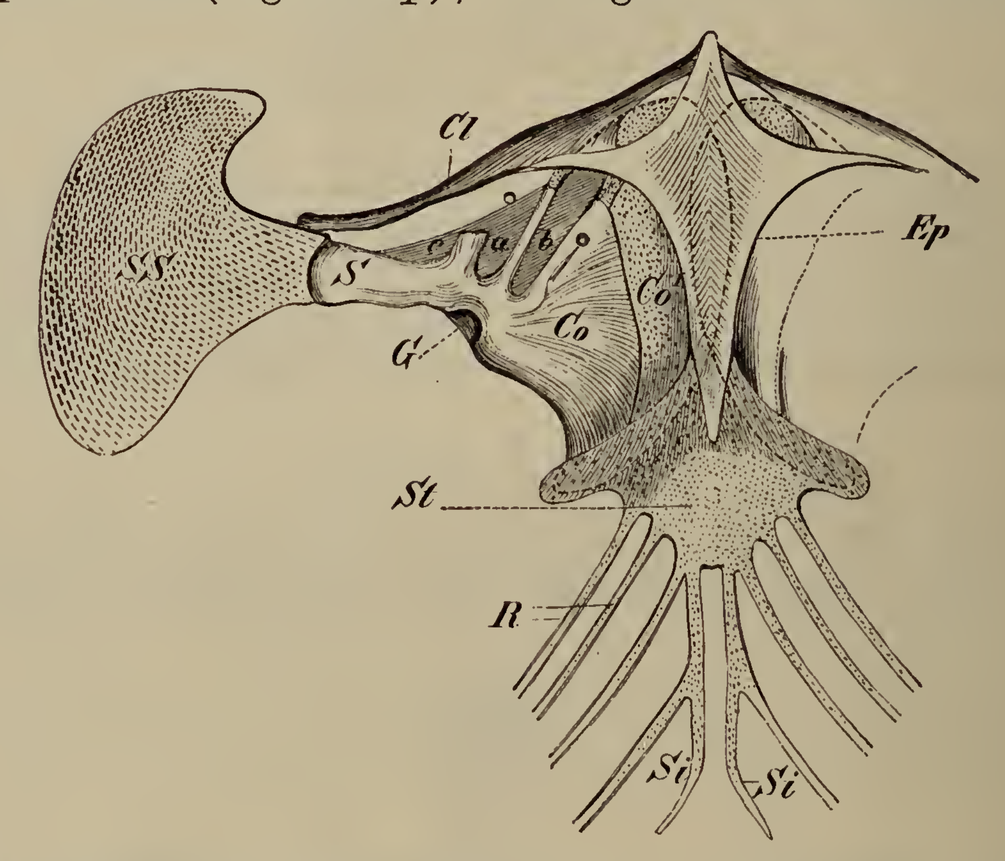
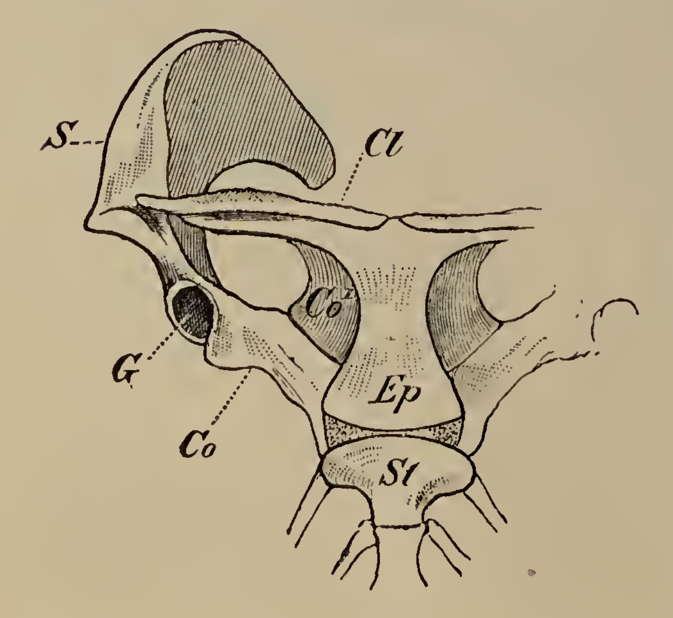


Fig. 40. Schultergürtel und Sternum von Hemidactylus verrucosus, *St* Sternum, *R* Rippen, *Si* Knorpelhörner (Sternalleisten), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Suprascapula, *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Co*¹ knorpeliges Epicoracoid, *Ep* Episternum, *a*, *b*, *c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Coracoid, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.



medialen Schlüsselbeinenden in der Foetalzeit weit an der Ventralfläche des Sternums herunter, legen sich in der Mittellinie enge aneinander, verschmelzen miteinander, schnüren sich dann von der späteren Furcula ab und stellen dann jenen scharfen Knochenkamm dar, den ich oben schon als Crista sterni erwähnt habe (Fig. 35 *Cr*).

Fig. 41. Schultergürtel von Ornithorhynchus paradoxus. *St* Sternum, *Ep* Episternum, *Co* Coracoid, *Co*¹ Epicoracoid, *S* Scapula, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Bei manchen Säugern (Monotremen und Marsupialier) zerfällt das Episternum nach seiner Abschnürung in drei Theile, einen mittleren, dolchförmigen und zwei seitliche kugelförmige. Der mittlere kann späterhin mit dem Manubrium sterni verschmelzen, während die seitlichen als kleine, zwischen Clavicula und Manubrium sterni eingeschobene Knorpelstückchen (Cartilagines interarticulares) persistiren können.

Litteratur. A. Götte, *Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV.* C. K. Hoffmann, *Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Niederl. Arch. f. Zoologie Bd. IV, V.* W. K. Parker, *A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum. Roy. Soc. 1867.*

5. Der Schädel.

Wirbeltheorie des Schädels. Wie bei der Wirbelsäule, so unterscheidet man auch am Schädel sowohl onto- als phylogenetisch drei Stadien, nemlich ein häutiges, knorpeliges und knöchernes. Spricht sich nun auch hierin schon eine bedeutsame Uebereinstimmung zwischen beiden aus, so wird dieselbe noch durch folgende Thatsachen wesentlich gesteigert. Die Chorda dorsalis erstreckt sich stets noch eine gewisse Strecke in die Schädelbasis hinein, so dass sich also letztere auf derselben skeletogenen Grundlage wie die Wirbelsäule und zugleich in deren direkten Axenverlängerung entwickelt.

Weit schwerer aber noch wiegt der Umstand, dass dem Kopf, wie dem ganzen dorsalen Abschnitt des Rumpfes in embryonaler Zeit eine Serie von Urwirbeln (Somiten) zu Grunde liegt, so dass also beide einen metameren Entstehungsmodus zeigen. Aus jenen Kopfsomiten, welche eine, dem Coelom entstammende Höhle einschliessen, bilden sich sowohl die in der betreffenden Region liegenden Muskeln, als auch die Grundlage der eigentlichen Schädelkapsel. Bei der fortschreitenden Entwicklung verwischt sich nun die ursprünglich segmentale Anlage mehr und mehr und das Cranium erscheint später, zumal bei den niedersten Vertebraten, wie z. B. bei Knorpelfischen, wie aus einem Gusse.

An der Ventralseite des eigentlichen Hirnschädels, des Craniums, entsteht in serialer Anordnung ein knorpeliges oder knöchernes Bogensystem, welches den Anfang des Vorderdarmes reifenartig umspannt und welches als viscerales Skelet dem cranialen gegenübergestellt wird. Es steht in wichtigen Beziehungen zur Kiemenathmung, insofern je zwei Bogen eine vom Entoderm des Vorderdarmes her durchbrechende, und auf den Durchtritt des Wassers berechnete Oeffnung („Kiemenloch") umrahmen. Der vorderste Visceralbogen begrenzt den Mundeingang und wird so, eine feste Stütze für letzteren bildend, zum Kiefer- und weiterhin,

bei höheren Typen, zum Gesichtsskelet. Die weiter nach hinten liegenden Bogen fungiren als Kiementräger.

In Anbetracht der serialen Anordnung der Kiemenbogen könnte man versucht sein, dieselben mit den Rippen für homodynam zu erklären und darin sowohl, wie in den entsprechend verlaufenden Branchialnerven eine weitere Stütze für eine metamere Anlage des Kopfes zu erblicken. Dies ist aber nicht zulässig, insofern die durch die Anlage der Kiemenöffnungen vorgezeichnete Segmentation des visceralen Schädelabschnittes sich mit der im Sinn von Rumpfmetameren erfolgenden Anlage des Craniums nicht deckt, sondern ganz unabhängig von letzterer entsteht. Oder kürzer ausgedrückt: Die Metamerie deckt sich nicht mit der Branchiomerie. Damit wird auch natürlich eine direkte Parallelisirung der Branchialnerven mit den den Körpermetameren entsprechenden Intercostalnerven hinfällig und der Versuch, das Problem der Wirbelthiere des Schädels auf indirektem, d. h. auf vergleichend anatomischem Wege zu lösen, wird zu Trugbildern und falschen Schlüssen führen müssen. (Vergl. die auf pag. 50 figurirende Abbildung von der metameren Anlage des Wirbelthierkopfes).

Das Resultat aus den obigen Betrachtungen lässt sich kurz folgendermassen zusammenfassen.

1) Der Wirbelthierschädel ist keine Bildung sui generis, sondern ist hervorgegangen aus einer Umbildung des vordersten Rumpfabschnittes.
2) Der Beweis dafür liegt in der beiden gemeinsamen Anlage aus Urwirbeln (Somiten, Metameren).
3) Der Schädel zerfällt in zwei grosse Abschnitte, einen dorsalen und einen ventralen. Ersterer umschliesst das Gehirn und wird als Cranium bezeichnet, letzterer liegt im Bereich des Vorderdarmes, steht zur Kiemenathmung in Beziehung und heisst Visceralskelet.
4) Nur der craniale Abschnitt fällt unter den Gesichtspunkt einer Summe von Urwirbeln; die Segmentation des visceralen dagegen ist als ein secundärer Erwerb zu betrachten.
5) Der Versuch, den ausgebildeten Schädel in eine Summe von Wirbeln (Vertebrae) aufzulösen, ist von vorne herein als ein gescheiterter zu betrachten; es kann sich nur um den Nachweis von Urwirbeln (Somiten) handeln. Letzterer kann nur auf entwicklungsgeschichtlichem und nicht auf vergleichend anatomischem Wege geführt werden.
6) Die Zahl der in den cranialen Abschnitt eingehenden Urwirbel ist bis jetzt nach Untersuchungen über Cyclostomen, Selachier und Amphibien auf neun festgestellt. Keinenfalls beträgt sie weniger, eher mehr.

a) Hirnschädel (Cranium).

In dem anfangs noch ganz häutigen Schädelrohr treten uns die ersten Knorpelanlagen in Form zweier Spangen-Paare entgegen.

Sie liegen basalwärts vom Gehirn, fassen die Chorda dorsalis zwischen sich und werden als Parachordal-Elemente und Trabeculae cranii (Schädelbalken) unterschieden (Fig. 42 *PE* und *Tr*). Bald vereinigen sie sich zu einer sog. Basilarplatte, welche die Chorda ventral- und dorsalwärts umwächst, so dass dadurch in sehr früher Zeit ein solides Widerlager für das Gehirn geschaffen ist. Nach vorne zu ragen aber nach wie vor die schlanken Schädelbalken hervor und schliessen einen Hohlraum ein, den man als primitive Pituitargrube bezeichnen kann (Fig. 42 *PR*).

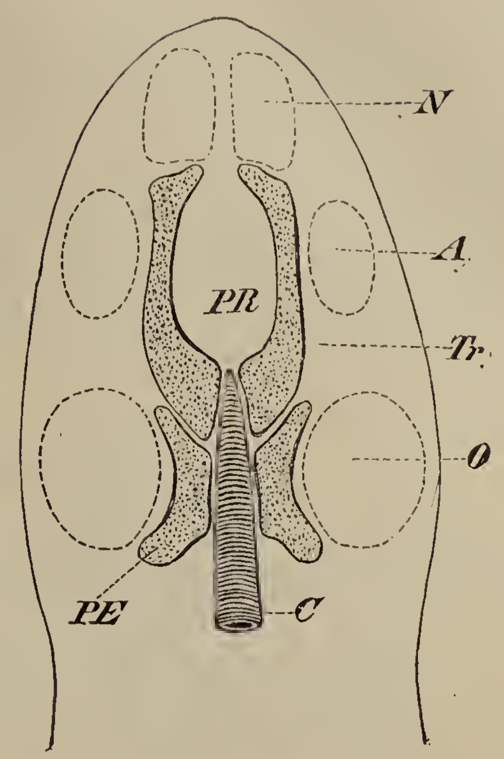


Fig. 42. Erste knorpelige Schädelanlage. *C* Chorda, *PE* Parachordal-Elemente, *Tr* Trabeculae cranii, *PR* Pituitar-Raum, *N*, *A*, *O* die drei Sinnesblasen (Geruchs-, Seh- und Gehörorgan).

Diese kann nun, je nach verschiedenen Thiergruppen, auf sehr verschiedene Weise einen Abschluss erfahren, und zwar dadurch, dass sich die Schädelbalken medianwärts bis zur vollständigen Verschmelzung vereinigen (Fig. 43 *A*, *Tr*) oder dadurch, dass das häutige Zwischengewebe von der Mundschleimhaut aus verknöchert (Bildung eines Os parasphenoideum, Fig. 43 *B*, *Ps*). Eine dritte Möglichkeit ist die, dass es (wie z. B. bei gewissen Reptilien und allen Vögeln) durch excessive Ausbildung der Augen zu einer Compression und einem theilweisen Schwund der Schädelbalken kommt, in welchem Fall dann ein knorpelig-häutiges Interorbitalseptum an ihre Stelle tritt (Fig. 43 *C*, *Tr*, *IS*).

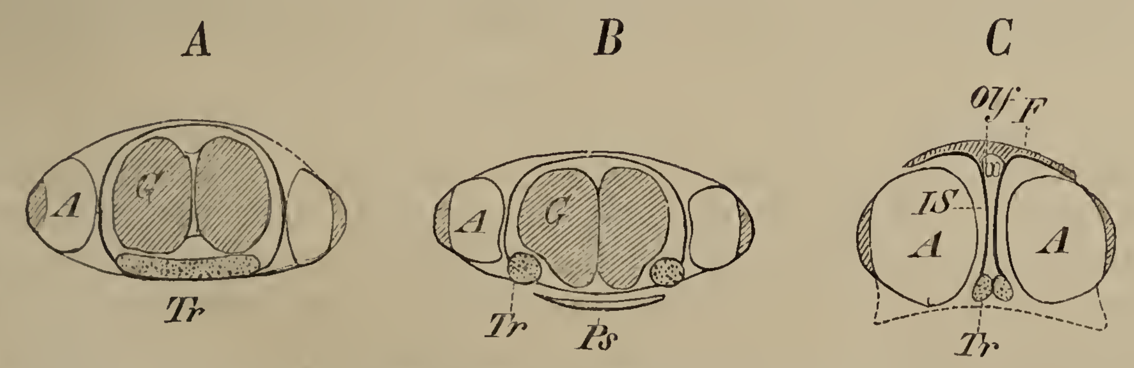


Fig. 43. Schematische Darstellung von Querschnitten durch den in der Entwicklung begriffenen Kopf von Stören, Selachiern, Anuren und Säugern *A*, von Urodelen, Crocodiliern und Ophidiern *B*, und von gewissen Teleostiern, Sauriern und Vögeln *C*. *Tr* Trabeculae cranii, *G* Gehirn, *A* Augen, *Ps* Parasphenoid, *IS* Interorbital-Septum, *F* Os frontale, *Olf* Nervi olfactorii.

Verfolgen wir nun die Wachsthumsvorgänge auf Grundlage solcher Verhältnisse weiter, wie wir sie uns als die ursprünglichen vorzustellen haben. Dabei ist an die oben erwähnte Möglichkeit einer medianen Verwachsung der Schädelbalken anzuknüpfen.

Die dadurch erzielte knorpelige, basale Schädelplatte tritt nun durch Fortsatzbildungen in derartige Beziehungen zu dem Gehör-, Seh- und Riechorgan, dass letztere — und dies gilt in erster Linie für den Geruchs- und Sehapparat — eine schützende Hülle oder anfangs wenigstens eine Stütze erhalten. So differenzirt sich in einer für die Architectur des Schädels characteristischen Weise in früher Zeit eine Regio olfactoria, orbitalis und auditiva.

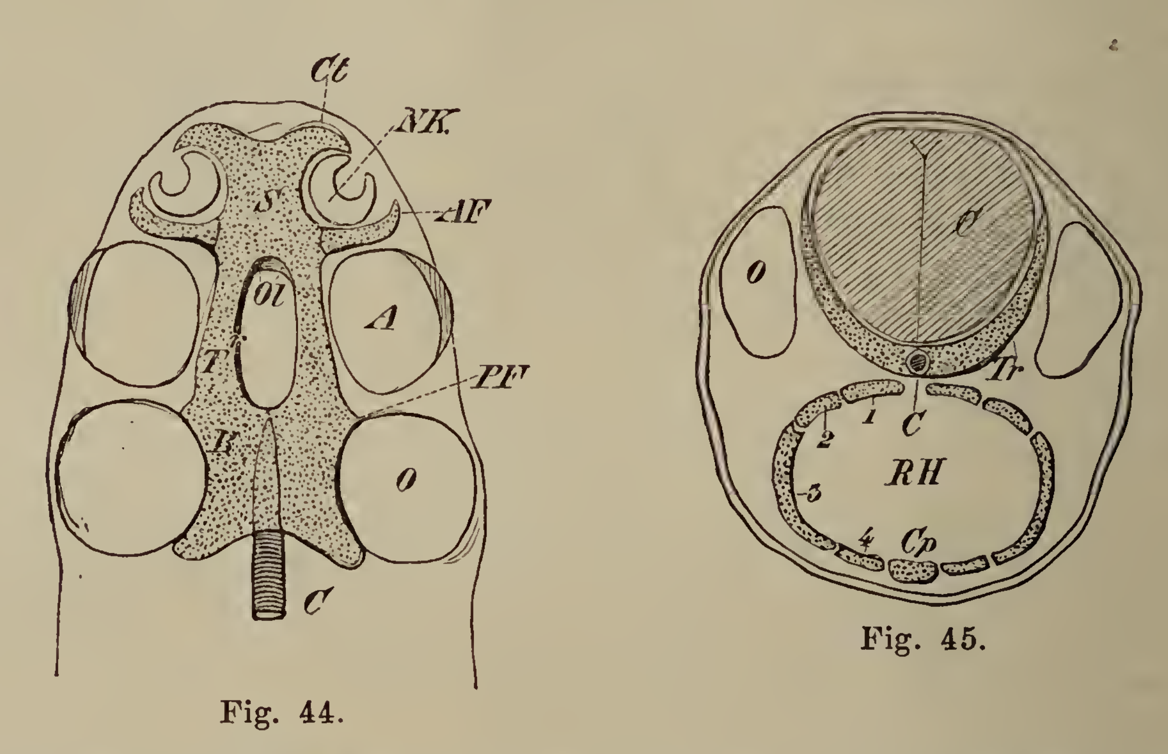


Fig. 44. Zweites Stadium der Entwicklung des Primordial-Schädels. *C* Chorda, *B* Basilarplatte, *T* Trabekel, welche sich nach vorne zu der Nasenscheidewand (*S*) vereinigt haben, *Ct*, *AF* Fortsätze derselben zur Umschliessung des Geruchsorgans (*NK*), *Ol* Foramina olfactoria für den Durchtritt der Riechnerven, *PF*, *AF* Post- und Antorbitalfortsatz der Trabekel, *NK*, *A*, *O* die drei Sinnesblasen.

Fig. 45. Drittes Entwicklungsstadium des Primordial-Schädels. Schematischer Querschnitt. *C* Chorda, *Tr* Trabekel, welche von unten und seitlich das Gehirn (*G*) umschliessen, *O* Ohrblase, *RH* die vom Visceralskelet umschlossene Rachenhöhle, 1—4 die einzelnen Componenten der Visceralbogen, welche sich ventralwärts bei *Cp* (Copula) vereinigen.

Während nun die erstere und die letztere von diesen dreien immer mehr von Knorpelgewebe umwachsen und namentlich bei höheren Typen in das eigentliche Schädelskelet immer mehr mit einbezogen werden, erhebt sich die anfangs rein horizontale, basale Knorpelplatte an ihren Seitenrändern und beginnt das Gehirn von allen Seiten, und schliesslich auch dorsalwärts zu umwachsen. So kommt es schliesslich zu einer continuirlichen Knorpelkapsel, wie sie uns z. B. beim Selachierschädel zeitlebens vorliegt. Bei weitaus der grösseren Mehrzahl der Wirbelthiere spielt nun aber der Knorpel keine so grosse Rolle und beschränkt sich im Allgemeinen auf die Basis und auf die Sinneskapseln. Der übrige Schädel, und dies gilt vor Allem für das Dach, wird aus dem häutig-fibrösen Zustand direkt in den knöchernen übergeführt. Im Allgemeinen lässt sich der Satz aufstellen, dass der Reichthum des fertigen, ausgebildeten

Schädels an Knorpelelementen immer mehr zurück-, derjenige an Knochensubstanz dagegen immer mehr hervortritt, je höher die systematische Stellung des betreffenden Thieres ist.

b) Das Visceralskelet.

Die stets in hyalinknorpeligem Zustand sich anlegenden Visceralbogen umgreifen, wie wir bereits gesehen haben, den ersten Abschnitt des Vorderdarmes und liegen in die Schlundwand eingebettet (Fig. 46 *B B*). Bei kiemenathmenden Thieren stets in grösserer Zahl (bis zu 7) vorhanden, unterliegen sie bei höheren Typen (Amnioten) einer immer grösseren Reduction und treten da und dort, mittelst eines Funktionswechsels, in bestimmte Beziehungen zum Gehörorgan.

Fig. 46. Entwicklung des Visceralskelets (Schema). *N*, *A*, *O* die 3 Sinneskapseln, *Tr* Trabekel, welcher sich aus einer nach vorne abgeknickten Lage (†) wieder aufgerichtet hat, *M* Meckel'scher Knorpel, *Qu* Quadratum, *Hy* Hyoidbogen, *B B* ächte Kiemenbogen, zwischen welchen die Kiemenspalten sichtbar sind, *S* Spritzloch, *Co*, *Co* Copulae.

Der vorderste, als Stützelement der Mundränder dienende und im Bereich des Nervus trigeminus liegende Bogen, entsteht zuerst und wird als unächter, oraler oder mandibularer Kiemenbogen, den ächten oder postoralen Bögen gegenübergestellt (Fig. 46 *M*).

Die Ausdrücke ächt und unächt beziehen sich auf die physiologische Funktion, insofern nur die postoralen Bogen als Kiementräger fungiren; ja auch unter diesen ist der vorderste, im Gebiet des N. facialis liegende den übrigen nicht mehr ganz gleichwerthig und wird als Hyoidbogen (Fig. 46, *Hy*) den nach hinten davon liegenden, in den Bereich des N. glossopharyngeus und vagus fallenden Branchialbogen (*B, B*) gegenübergestellt. Gleichwohl spricht Alles dafür, dass früher einmal eine Zeit existirte, in welcher alle Bogen des Visceralskeletes Kiemen getragen haben müssen.

In ihrer ersten Anlage ungegliedert, können die einzelnen Bogen später in verschiedene Stücke (bis zu 4) zerfallen, wovon das oberste unter die Schädelbasis resp. unter die Wirbelsäule sich einschiebt, während das unterste ventral zu liegen kommt und hier mit seinem Gegenstück durch eine sogenannte Copula (Basibranchiale), ähnlich wie die Rippen durch das Sternum, verbunden wird (Fig. 45, 1—4, *Cp*).

Auch die zwei vordersten Visceralbogen, der Mandibular- und Hyoidbogen, unterliegen einer Abgliederung. So theilt sich ersterer

in ein kurzes, proximales Stück, das Quadratum und in ein längeres, distales, die Cartilago Meckelii (Fig. 46 *Qu*, *M*). Das Quadratum wächst nach vorne in einem Fortsatz, in das sogenannte

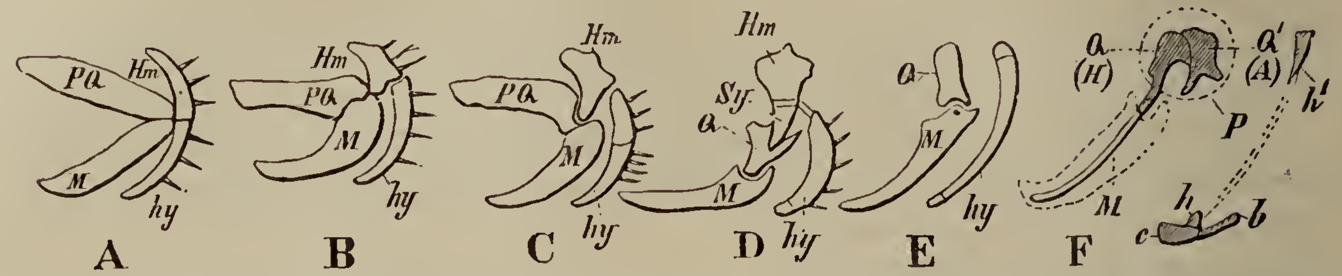


Fig. 47. Halbschematische Darstellung des Suspensorialapparates der Wirbelthiere (zum grössten Theil nach Gegenbaur). *A* Notidaniden, *B* die übrigen Haie, *C* Torpedo, *D* Knochenfische, *E* Amphibien, Reptilien, Vögel, *F* Säugethiere. *M* Meckel-scher Knorpel, *PQ* Palato-Quadratum, *Hm* Hyomandibulare, *hy* Hyoidbogen i. e. S., *Sy* Symplecticum, *Q* Quadratum, welches sich bei Säugethieren (*F*) in *Q* und Q^1 (= Hammer und Ambos) gliedert. Beide liegen in der Paukenhöhle (*P*). h^1 Processus styloideus durch das punktirte Ligt. stylo-hyoideum mit dem kleinen Zungenbeinhorn (*h*) verbunden. *b* das sog. grosse Horn und *c* der Körper des Zungenbeins der Säugethiere.

Palato-Quadratum oder Pterygo-Palatinum aus (Fig. 47, *A-C, PQ*), welches sich mit der Basis cranii verbindet und so eine Art von Oberkiefer formirt.

Das Quadratum, welches als Träger (Suspensorium) des Unterkiefers dient, bleibt entweder vom Schädel durch ein Gelenk getrennt, d. h. verbindet sich mit ihm nur bindegewebig, oder verwächst es mit ihm zu einer Masse.

Der Hyoidbogen, welcher stets in sehr nahen Beziehungen zum Mandibularbogen steht, und sich auch an dessen Suspensorialapparat (Fig. 47) [1]) betheiligen kann, zerfällt analog den ächten Branchialbögen in eine grössere Anzahl von Stücken (Fische), die man von oben nach unten als Hyomandibulare, Symplecticum und Zungenbeinbogen (Hyoid) im engeren Sinn unterscheidet. (Fig. 47, *A-D Hm*, *Sy*, *hy*). Ventralwärts in der Mittellinie fungirt als Copula für die Hälften beider Seiten ein Basi-hyale, welches verknöchern und sich als Os entoglossum in die Substanz der Zunge einbetten kann.

c) Die Schädelknochen.

Man kann zweierlei, genetisch verschiedene Knochen unterscheiden. Die einen entstehen im Innern der Knorpelsubstanz, die andern an ihrer Peripherie, vom Perichondrium aus, oder auch ganz unabhängig vom Knorpel, an solchen Stellen des Schädels, wo sich

---

1) Dies bezieht sich nur auf die Fische. Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln wird der Unterkiefer einzig und allein vom Quadratum getragen; bei Säugethieren dagegen, wo das proximale Ende des Meckel'schen Knorpels in Beziehung zum Gehörorgan tritt, artikulirt der Unterkiefer direkt mit dem Schädelgrund. Dieses Unterkiefergelenk fällt somit unter einen andern morphologischen Gesichtspunkt.

letzterer nur häutig (bindegewebig) anlegt. Wieder in andern Fällen kommt es gar nicht zur richtigen Knochenbildung, sondern nur zu einer kalkigen Incrustation des Knorpels (Kalkknorpel).

Die in den häutigen Schädeltheilen resp. im Perichondrium entstehenden Knochen fallen ursprünglich unter den Begriff des *Hautskeletes* und sind, wie dies für letzteres früher schon ausgeführt wurde, in genetischer, beziehungsweise in phylogenetischer Beziehung, auf **Zahnbildungen** zurückzuführen. Nach diesem Modus entstehen z. B. heute noch die die Mundhöhle der Fische und Amphibien begrenzenden Knochen und das kann uns auch nicht befremden, wenn wir bedenken, dass das Epithel des Cavum oris durch Einstülpung von der äusseren Haut her entstanden ist.

Diese primitive Entstehungsweise der ersten Kopfknochen lässt sie uns als die ältesten und zugleich als die bei niederen Thieren (Fischen) am reichsten entfalteten erscheinen. Dies gilt auch für den Fall, dass sie aus einer Kalksalzablagerung hervorgehen, welche (ohne vorhergehende Zahnbildungen) direkt in einer bindegewebigen Grundlage erfolgt, wie dies für viele Deckknochen, wie z. B. für diejenigen des Schädeldaches aller Vertebraten, von den Amphibien bis zu den Säugethieren hinauf gilt. Es handelt sich eben hier um eine *abgekürzte* Entwicklung.

Die phyletisch jüngeren, endochondralen Knochen treten erst von den Reptilien an auf, während bei Amphibien in der Regel die perichondrale Entstehungsweise, neben dem oben geschilderten, ursprünglichsten Bildungsmodus noch vorherrscht. Nicht selten treten endochondrale und Deckknochen in gegenseitige Berührung und verwachsen mit einander. So kann es geschehen, dass im Laufe der Generationen an Stelle eines Knorpelknochens ein Deckknochen tritt und die Knorpelbildung ein für allemal unterdrückt wird und sich nicht einmal ontogenetisch mehr wiederholt.

Ich gebe nun eine Uebersicht über die Namen der wichtigsten Knochen nach ihrer verschiedenen Vertheilung am Schädel.

I. **Knochen der Mundhöhle** (theils innerhalb derselben gelegen, theils dieselbe von aussen her begrenzend).

Deckknochen.
1. Parasphenoid.
2. Vomer.
3. Prae- oder Intermaxillare.
4. Maxillare.
5. Jugale.
6. Quadrato-jugale (z. Th.).
7. Dentale.
8. Spleniale.

9. Palatinum.
10. Pterygoid.

II. Knochen an der Aussenfläche (von vorne nach hinten gezählt).

Deckknochen.

1. Prae- oder Intermaxillare.
2. Maxillare (seitlich).
3. Nasale.
4. Lacrimale.
5. Frontale.
6. Praefrontale.
7. Postfrontale.
8. Postorbitale.
9. Supraorbitale oder Squamosum.
10. Parietale.
11. Temporale oder Squamosum.
12. Supra-Occipitale (z. Th.).

III. Knorpelknochen.

Knorpelknochen.

1. Basi-Occipitale }
2. Basi-Sphenoid } Nur bei Amnioten (die Schädelbasis formirend).
3. Praesphenoid }
4. Occipitale laterale. (Supraoccipitale z. Th.)
5. Pro-Epi- und Opisthoticum (knöcherne Gehörkapsel).
6. Orbito- } Sphenoid, in der Gegend der Schädelbalken sich entwickelnd.
7. Ali- }
8. Ethmoid sammt dem übrigen knorpeligen Nasenskelet (Septum, Muscheln etc).
9. Quadratum
10. Articulare
11. Visceralskelet (z. Th.)

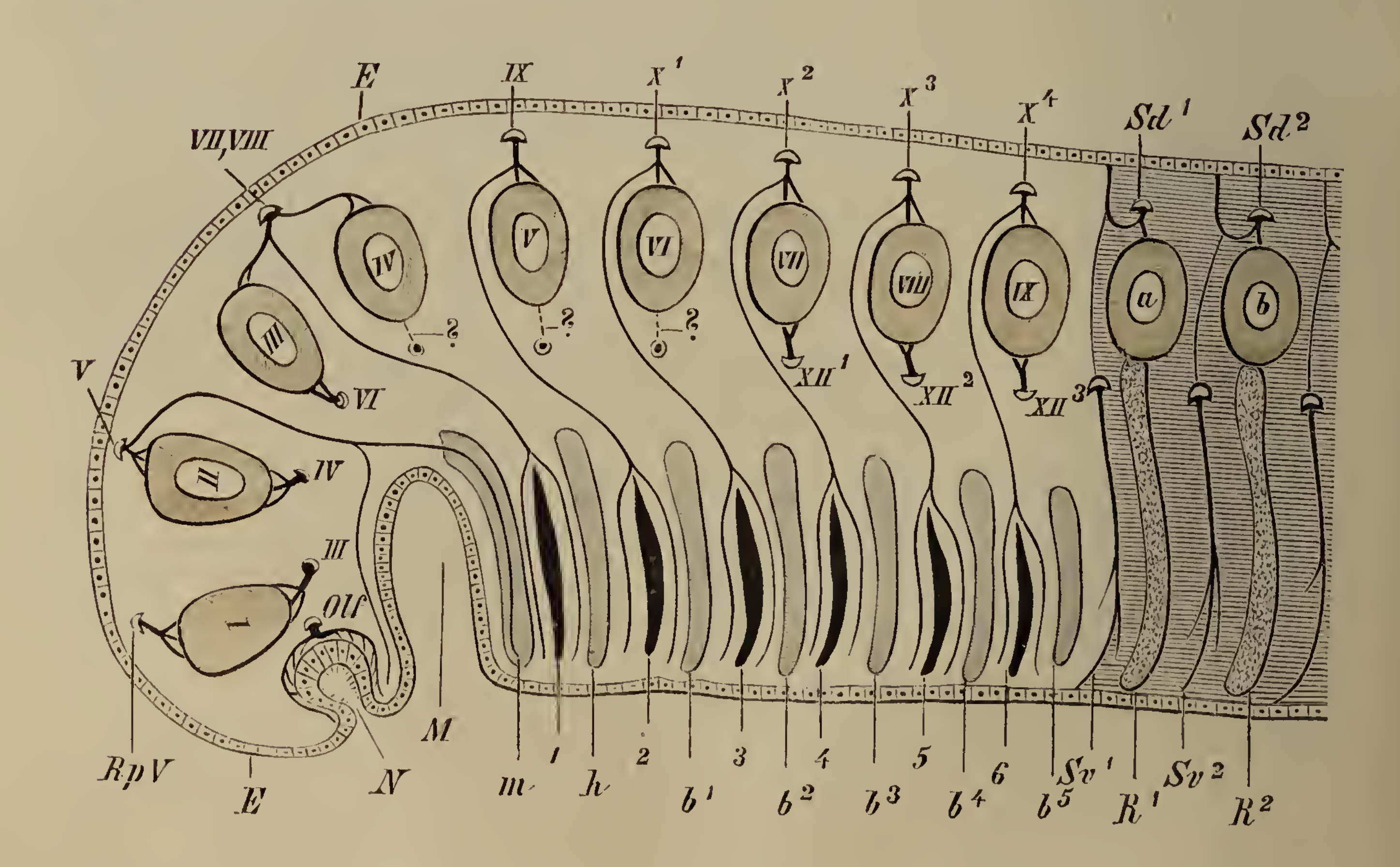


Fig. 48a. Schematische Darstellung der metameren Anlage des Kopfes.

EE Ektoderm, welches bei *N* zur primitiven Riechgrube eingestülpt wird. Das im Grund derselben liegende Sinnesepithel wird vom N. Olfactorius (*Olf*) versorgt, *M* Mundeinstülpung. *I* Erstes Somit, aus dem der Musc. rectus sup., intern., inferior und obliquus inferior hervorgehen, *II* Zweites Somit, aus dem der Musc. obliq. sup. hervorgeht, *III* Drittes Somit, welches den Ausgangspunkt für den Musc. rectus extern. bildet. *IV*, *V*, *VI*, Viertes, fünftes und sechstes Somit. Nur im sechsten kommt es zur Anlage von Muskelrudimenten, *VII*, *VIII*, *IX* Siebentes, achtes und neuntes Somit, aus welchen Muskeln hervorgehen, die vom Schädel zum Schultergürtel ziehen. Auch die vorderste Partie des Musc. sterno-hyoideus bildet sich in ihrem Bereich, *a* und *b* deuten die ersten Somiten des Rumpfes an. *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, *VI* Abducens, XII^1—XII^3 Hypoglossus. Alle diese genannten Nerven fungiren als ventrale Zweige der Kopfsomiten *I*, *II*, *III*, *VII*, *VIII* und *IX*. Für die Somiten *IV*, *V*, *VI* sind die zugehörigen ventralen Nerven nicht bekannt; wahrscheinlich aber liegen sie im Gebiet des Trigeminus. *Rp. V.* Ram. ophthalmicus profundus des Trigeminus, der dorsale Nerv des ersten Somiten, *V* der übrige Trigeminus, der dorsale Nerv des zweiten Somiten und Versorger der Maxillar- und Mandibulargegend, *VII*, *VIII* Der Acustico-facialis, der dorsale Nerv des dritten und vierten Somiten, Versorger der ersten primitiven Kiemenspalte (Spritzloch) (1), *IX* Glossopharyngeus, der dorsale Nerv des fünften Somiten und Versorger der zweiten Kiemenspalte (2), X^1—X^4 Vagus, der dorsale Nerv des sechsten bis neunten Somiten und Versorger der dritten bis sechsten Kiemenspalte (3—6), Sv^1, Sv^2 Ventrale Aeste —, Sd^1 Sd^2 Dorsale Aeste der zwei ersten Spinalnerven, *m* Erster (mandibularer) —, *h* Zweiter (hyoidealer) Kiemenbogen, b^1—b^5 Die fünf ächten Kiemenbogen, R^1 R^2 Erste und zweite Rippe.

Anatomie des Schädels.

Specieller Theil.

A. Fische.

Hier zeigt das Kopfskelet je nach den verschiedenen Gruppen eine so reiche Ausgestaltung, dass sich die Schilderung, soll sie sich nicht in Weitläufigkeiten verlieren, nur in skizzenhaften Umrissen bewegen kann.

Dem **Amphioxus** fehlt mit dem Gehirn auch ein eigentlicher Schädel, jedoch besitzt er ein aus zahlreichen elastischen Stäben bestehendes Kiemenskelet. Gleichwohl kann von einer direkten Anknüpfung an irgend einen andern Wirbelthierschädel nicht die Rede sein. Viel besser steht es in dieser Beziehung mit dem Kopfskelet der nächst höheren Fische, der **Cyclostomen,** denn dieses weicht in seiner ursprünglichen Anlage, wie ich sie oben für alle Wirbelthiere in ihren Grundzügen vorgezeichnet habe, principiell nicht ab. Später aber zeigt der Schädelbau, wahrscheinlich in Folge der parasitischen (saugenden) Lebensweise dieser Thiere, so viel Eigenthümliches, dass er eine isolirte Stellung einnimmt. Vor Allem fehlen eigentliche Kieferbildungen im Sinne der übrigen Vertebraten, weshalb man diese Fische als Cyclostomen allen übrigen Wirbelthieren als Gnathostomen gegenübergestellt hat. Auch das aus einem zierlichen Gitterwerk bestehende Visceralskelet zeigt manche Besonderheiten (Fig. 48), wie z. B. eine sehr oberflächliche Lage etc.

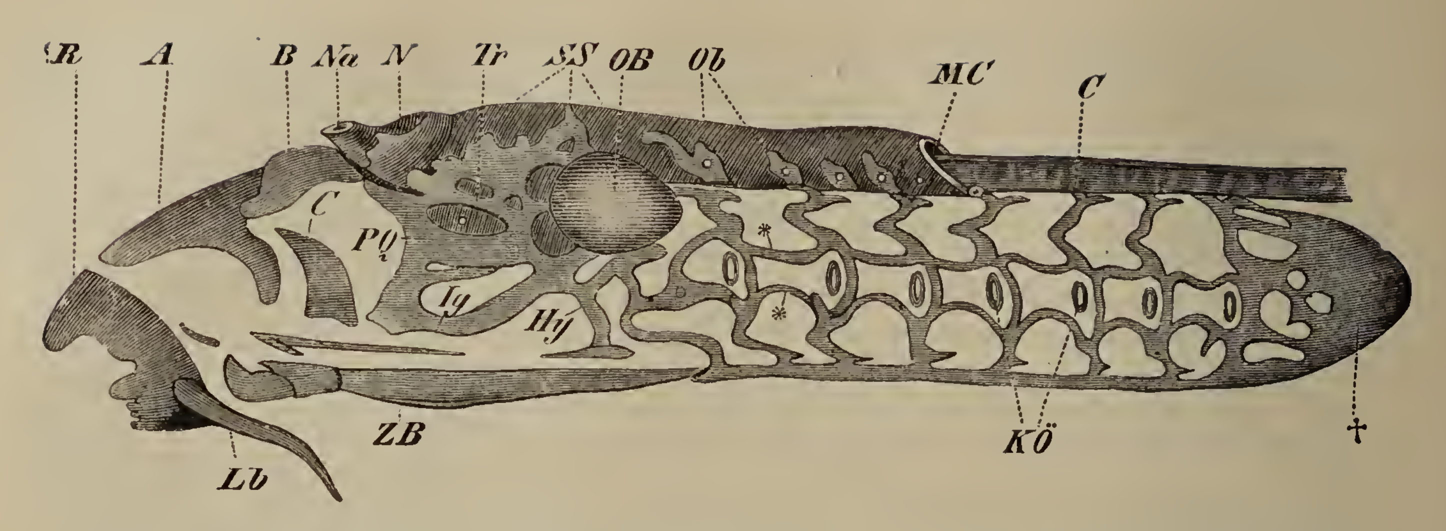


Fig. 48 b. Kopfskelet von Petromyzon Planeri. *Lb* Labialknorpel, *R* knorpelige, ringförmige Inlage des Saugmundes, *A*, *B*, *C* drei weitere Stützplatten des Saugmundes, *ZB* Zungenbein, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasensack, *Tr* Trabekel, *PQ* Palato-Quadratum. *Ig* Iugale (?), *SS* fibröses Schädelrohr, welches nach hinten bei *MC* (Medullarkanal) durchschnitten ist, *OB* Ohrblase. *Ob* obere Bogen, *Hy* Hyoid, *KÖ* Kiemenöffnungen, † hinterer Blindsack des Kiemenkorbs, * * Querspangen des Kiemenkorbs, *C* Chorda.

Was nun den **Selachierschädel** betrifft, so repräsentirt er nach jeder Beziehung die einfachsten, am leichtesten zu verstehenden Verhältnisse, so dass man ihn füglich als den besten Ausgangspunkt für das Studium des Kopfskeletes aller übrigen Wirbelthiere bezeichnen kann. Er stellt eine knorpelig-häutige Kapsel aus einem Gusse dar und ist mit der Wirbelsäule entweder unbeweglich (Squaliden), oder gelenkig verbunden (Rochen und Chimären).

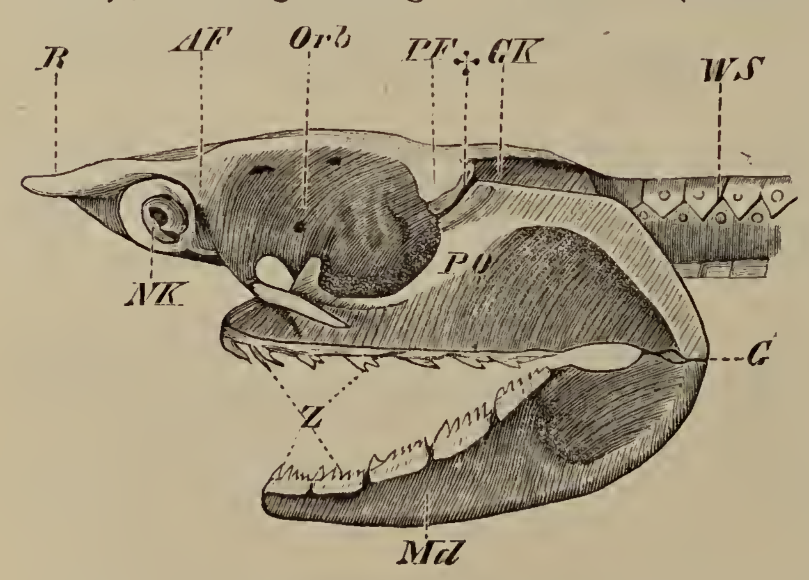


Fig. 49. Schädel von Heptanchus. *WS* Wirbelsäule, *GK* Gehörkapsel, *PF*, *AF* Postorbital- und Antorbitalfortsatz, *Orb* Orbita, *R.* Rostrum, *NK* Nasenkapsel, † Articulationsstelle des Palatoquadratum (*PQ*) mit dem Cranium, *G* Unterkiefergelenk, *Md* Mandibula, *Z* Zähne.

Nirgends kommt es noch zur Entwicklung von eigentlichen Knochen, dagegen zeigt die Palato-Quadratspange sowie der Unterkiefer eine reichliche Bezahnung (Fig. 49, *Z*).

Die Riechsäcke liegen an der lateralen und ventralen Seite der, zu einem oft langen Wasserbrecher (Rostrum) ausgedehnten, Regio nasalis. Nach hinten davon folgt die tiefe Orbitalbucht (Fig. 49 *Orb*) und an diese endlich grenzt die stark ausgedehnte Regio auditiva (*GK*).

Das Palato-Quadratum ist in der Regel nur durch Bandmassen an der Basis cranii befestigt, bei Chimären aber fliessen beide zu einer Masse zusammen (daher der Name: Holocephalen). Am vorderen Umfang des Hyomandibulare liegt ein in die Mundhöhle führender

Schlitz, das sog. Spritzloch (Spiraculum), in dessen Nähe sich Andeutungen einer früher vorhandenen Spritzlochkieme finden können.

Das stets reich entwickelte Branchialskelet zeigt viele, durch secundäre Abgliederungen und Verschmelzungsprozesse characterisirte Modificationen. An der äusseren Circumferenz jedes Branchialbogens entwickeln sich radienartig angeordnete Knorpelstrahlen, die als Stützelemente für die Kiemensäcke dienen. Sie finden sich auch am Hyomandibulare und Hyoid und werden hier Kiemenhaut- oder Branchiostegalstrahlen genannt.

Während bei Selachiern die Kiemenöffnungen frei nach aussen münden, legt sich bei den Chimären eine vom Hinterrand des Hyomandibulare ausgehende Hautfalte über sie hinweg. Es ist dies die erste Andeutung eines Kiemendeckels, wie wir ihm, als Ausdruck einer höheren Entwicklungsstufe, bei Teleostiern und Ganoiden wieder begegnen werden.

Unter den **Ganoiden** nehmen jene Formen, bei welchen sich der mit der Wirbelsäule unbeweglich verbundene, hyaline Primordialschädel noch in voller Ausdehnung erhält, die niederste Stufe ein. Man nennt sie Knorpelganoiden. Was sie aber dennoch scharf von den Selachiern scheidet und ihrem Schädel eine un-

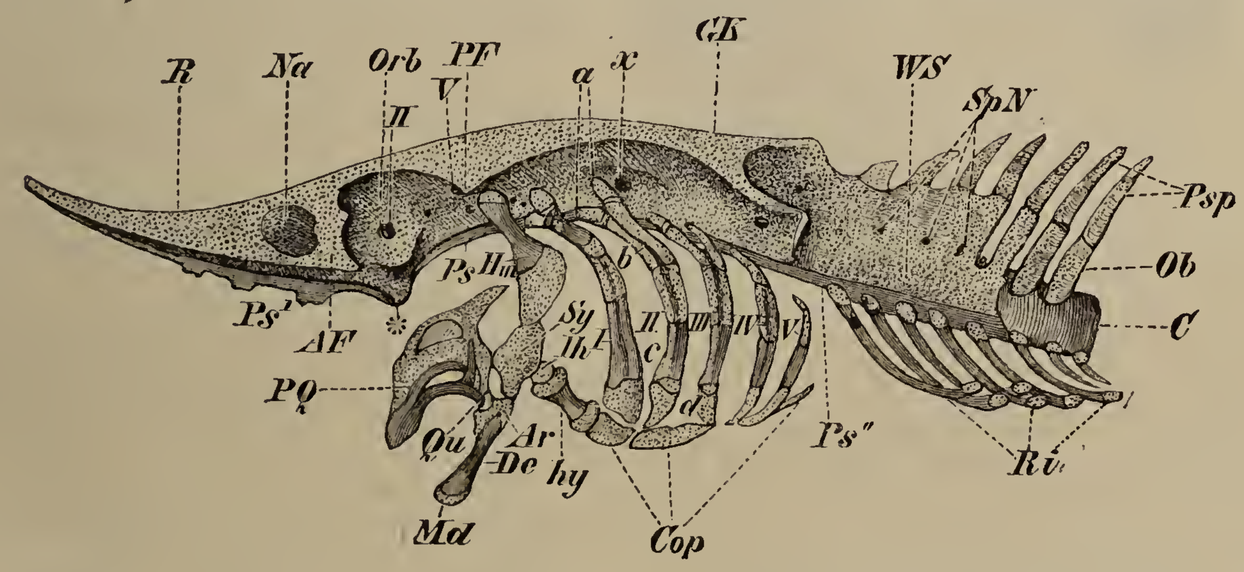


Fig. 50. Kopfskelet des Störs, nach Entfernung des Exo-Skeletes. *WS* Wirbelsäule, *SpN* Austrittsöffnungen der Spinalnerven, *Psp* Processus spinosi, *Ob* obere Bogen, *C* Chorda dorsalis, *GK* Gehörkapsel, *PF*, *AF* Postorbital- und Antorbitalfortsatz, *Orb* Orbita, *II* Opticus-, *x* Vagusloch, *Na* Cavum nasale, *R* Rostrum, * vorspringende Kante an der Basis cranii (Basalecke), *Ps*, Ps^1, Ps^2 Parasphenoid, *PQ* Palato-quadratum, *Qu* Quadratum, *Md* Mandibula, *De* Dentale externum, *Ar* Articulare, *Hm* Hyo-mandibulare, *Sy* Symplecticum, *Ih* Interhyale, *hy* Hyoid, *I—V* erster bis fünfter Kiemenbogen mit den einzelnen Gliedern, dem gespaltenen Pharyngobranchiale (*a*), dem Epi- (*b*), Kerato- (*c*) und Hypobranchiale (*d*), *Cop* Copula des Visceralskeletes, *Ri* Rippen.

gleich höhere Stufe zuweist, das ist das Auftreten von eigentlichen Knochen, die sich, wie z. B. das an der Basis cranii gelegene Parasphenoid (Fig. 50, *Ps*), theils von der Mundschleimhaut, theils von der äusseren Haut aus, in Form von reich sculpturirten Platten und Schildern entwickeln (vergl. das Hautskelet).

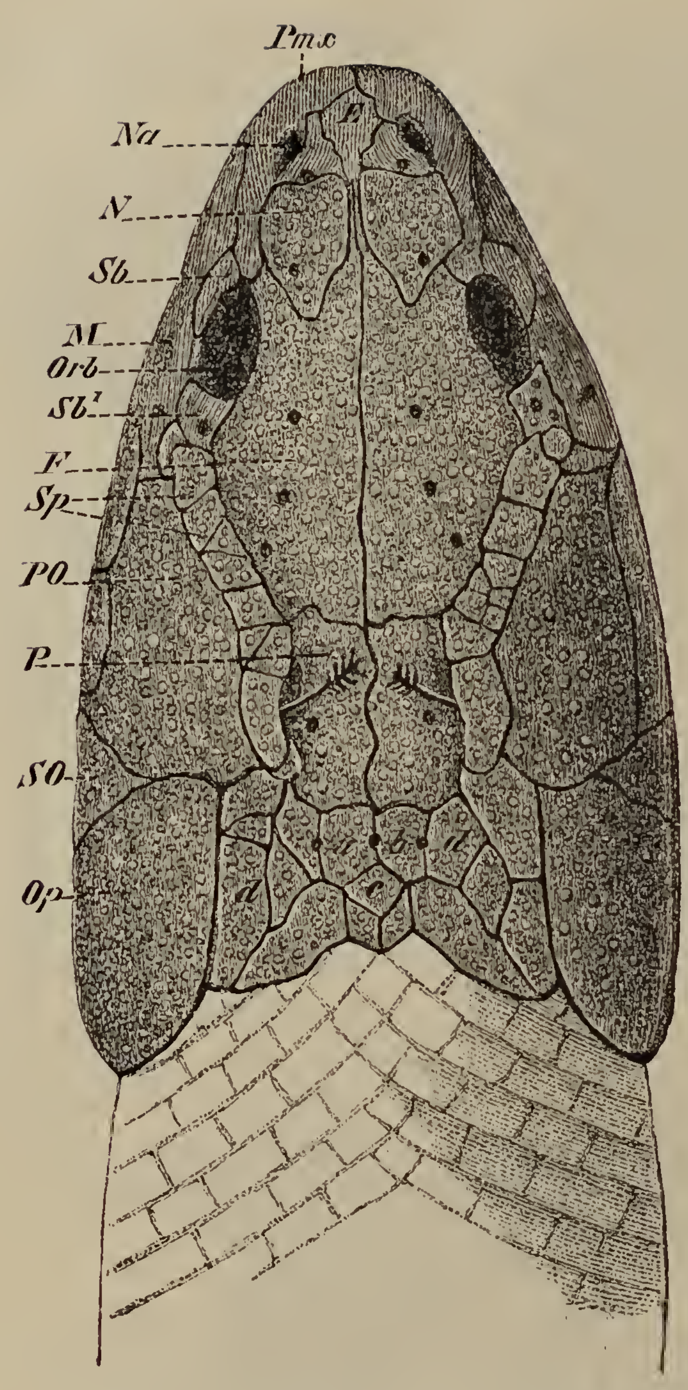


Fig. 51. Schädel von Polypterus bichir von der Dorsalseite. *Pmx* Praemaxillare. *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasale, *Sb*, *Sb*¹ Suborbitale anterius u. posterius, *Orb* Orbita, *M* Maxilla, *Sp* Spiracularia, *PO* Praeoperculum (?), *SO* Suboperculum, *Op* Operculum, *F* Frontale, *P* Parietale, *a*, *b*, *c*, *d* Supraoccipitale Knochenschilder. Die beiden, unter die Spiracularschilder hinabgehenden Pfeile zeigen die Mündung des Spritzloches an der freien Schädeloberfläche.

Dieses Hautskelet gelangt nun bei einer zweiten Abtheilung dieser Fische, nemlich bei den Knochenganoiden zu einer ganz excessiven Entwicklung und stellt auf der Schädeloberfläche einen, aus zahlreichen Stücken und Stückchen bestehenden, steinharten Panzer dar (Fig. 51). Die Knochenbildungen beschränken sich aber nicht nur auf die Oberfläche, sondern greifen im ganzen Kopfskelet, wie z. B. in den Trabecularmassen und im Unterkiefer, Platz, so dass das Knorpelgewebe eine starke Reduction erfährt.

Das Kiemenskelet besteht bei Ganoiden aus 4—5, mehr oder weniger stark verknöcherten Kiemenbogen, die, wie bei Selachiern, von vorne nach hinten an Grösse abnehmend, bei Knochenganoiden an ihrer dem Schlund zuschauenden Fläche über und über von bürstenartigen Zahnmassen überzogen sind. Ein, oft aus mehreren Knochenplatten bestehender Kiemendeckel ist immer vorhanden.

Die **Dipnoër** zeigen in ihrem Schädelbau manche Anklänge an Selachier, Ganoiden, Teleostier und Urodelen, in andern Punkten aber weichen sie so beträchtlich von ihnen ab, dass an keine direkte Ableitung von jenen zu denken ist. Der Suspensorialapparat des Unterkiefers sowie die sehr massiven Palato-Quadratspange fliessen mit dem Schädel zu einer Masse zusammen und ähnlich wie bei Amia calva, einem Knochenganoiden, gehen in die Regio occipitalis noch einige Wirbel mit discreten oberen Bogen und Dornfortsätzen ein (Fig. 52 *WW*¹).

Hier zum erstenmal existiren ausser den vorderen auch noch hintere, auf die Luftathmung hinweisende Nasenlöcher (vergl. das Geruchsorgan).

Die Schädelknochen sind lange nicht so zahlreich wie bei Ga-

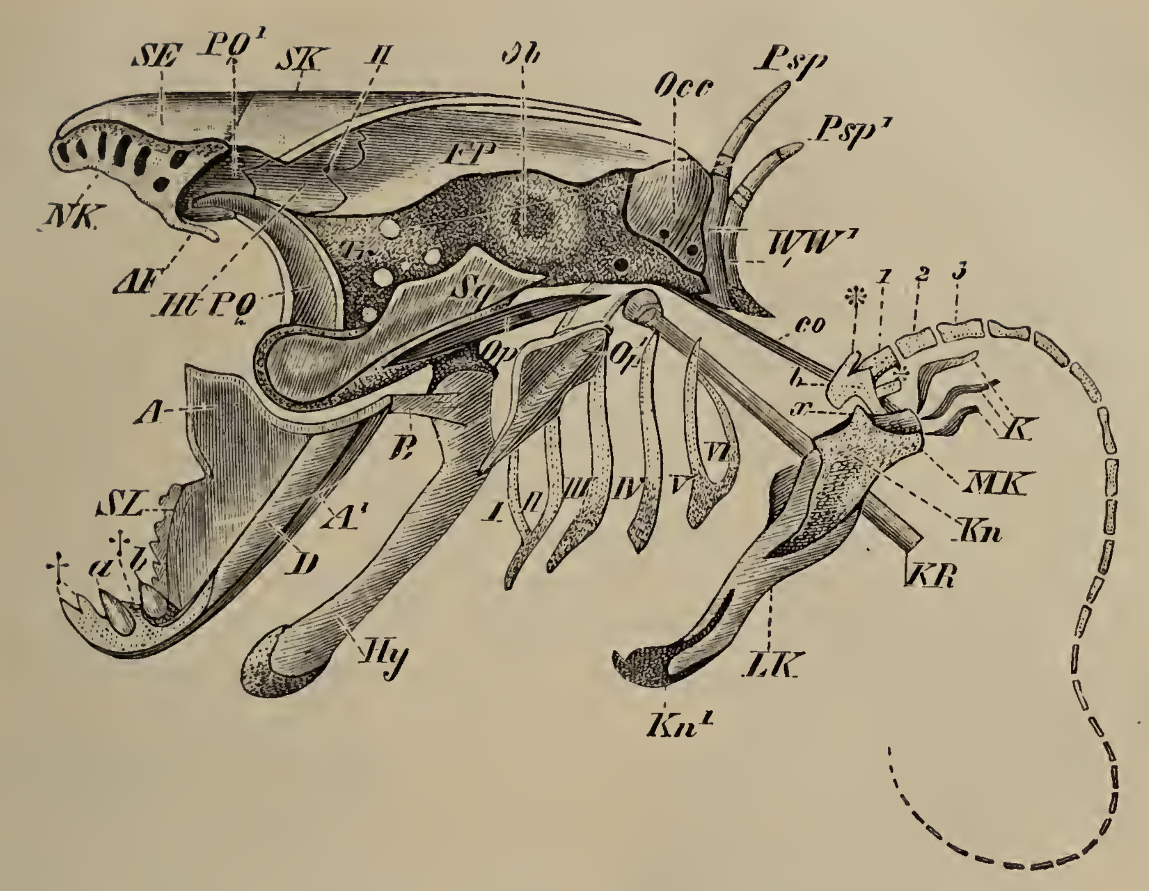


Fig. 52. Kopfskelet, Schultergürtel und vordere Extremität von **P r o t o p t e r u s.** *W*, W^1 In das Kopfskelet einbezogene Wirbelkörper mit ihren Processus spinosi (*Psp*, Psp^1), *Occ* Supraoccipitale mit den Hypoglossuslöchern, *Ob* Ohrblase, *Tr* Trabekel mit den Oeffnungen für den Trigeminus und Facialis, *FP* Fronto-Parietale, *Ht* Häutige Fontanelle, vom Opticusloch (*II*) durchbohrt, *SK* Sehnenknochen, *SE* Supra-Ethmoid, *NK* Knorpelige Nasenkapsel, *AF* Antorbitalfortsatz (der Labialknorpel, welcher eine ähnliche Lage und Richtung hat, ist nicht eingezeichnet), *PQ* Palato-Quadratum, welches bei PQ^1 mit dem der andern Seite convergirt, *Sq* Squamosum, das Quadratum bedeckend, *AA* Articulare durch ein fibröses Band (*B*) mit dem Hyoid (*Hy*) verbunden, *D* Dentale externum, †† frei zu Tage liegender, in Prominenzen auswachsender Meckel'scher Knorpel, *SL* Schmelzleiste, *a*, *b* Zwei Zähne, *Op*, Op^1 Rudimentäre Opercularknochen, *I—VI* die sechs Branchialbogen, *KR* Kopfrippe, *LK*, *MK* Laterale und mediale, den Schulterknorpel (*Kn*, Kn^1) einscheidende Knochenlamelle, *co* fibröses Band, welches das obere Ende des Schulterbogens mit dem Schädel verbindet, *x* Gelenkkopf des Schultergürtels, mit welchem das Basalglied (*b*) der freien Extremität articulirt, ** rudimentäre Seitenstrahlen (biserialer Typus) desselben, 1, 2, 3 die drei nächsten Glieder der freien Extremität.

noiden und der unterliegende hyaline Primordialschädel erhält sich entweder ganz (Ceratodus), oder doch in grösster Ausdehnung. Kiemendeckel und Kiemenhautstrahlen sind vorhanden, aber sehr zurückgebildet und ebenso machen die 5—6 hyalinen Kiemenbogen einen sehr rudimentären Eindruck. Erwähnenswerth sind die mit scharfen Messern vergleichbaren, von Email überzogenen Zähne.

Teleostier. Hier finden sich die allergrössten Verschiedenheiten, allein in seinem Grundplan ist der Teleostierschädel stets auf denjenigen der K n o c h e n g a n o i d e n und speciell auf den von A m i a c a l v a zurückzuführen. Auf der anderen Seite aber zeigen sich keine Anknüpfungspunkte an die Amphibien, sondern wir haben die ganze Gruppe der Knochenfische als einen a u s l a u f e n d e n S e i t e n z w e i g d e s T h i e r s t a m m e s z u b e t r a c h t e n.

Der knorpelige Primordialschädel persistirt bei den meisten Teleostiern in grosser Ausdehnung, und das Cavum cranii kann sich so gut wie bei allen bis jetzt beschriebenen Schädeln zwischen den Augen hindurch bis zur Ethmoidalgegend erstrecken, oder aber ist es zwischen den beiden Augäpfeln eingeschnürt und verkümmert (Fig. 43 *C*).

Die Palatoquadratspange differenzirt sich in eine ganze Kette von Knochenplatten, die man als Quadratum, Meta-, Meso-, Ento- und Ektopterygoid, sowie als Palatinum bezeichnet. In der Regio occipitalis und auditiva, sowie auf der dorsalen Schädelfläche entwickeln sich zahlreiche Knochencomplexe, auf deren Schilderung hier aber nicht näher eingegangen werden kann; erwähnen aber muss ich einen bei manchen Teleostiern auftretenden, in der Längsaxe der Schädelbasis liegenden Canal, der die Augenmuskeln umschliesst und der sich jederseits vor der Gehörkapsel in die Augenhöhle öffnet.

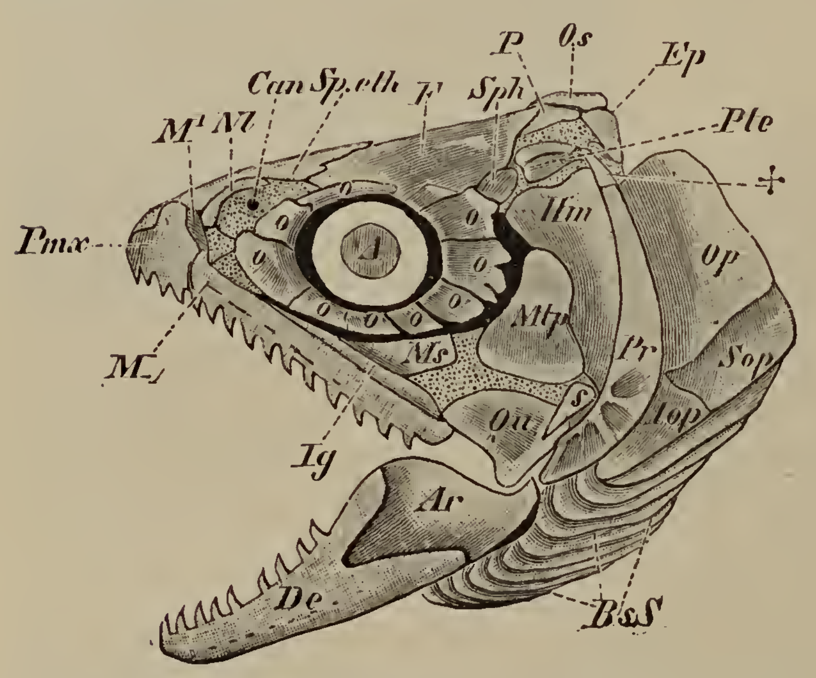


Fig. 53. Kopfskelet der Bachforelle. *Ep* Epioticum, *Pt* Pteroticum, *Sph* Sphenoticum, *Os* Occipitale superius (Supraoccipitale), *P* Parietale, *F* Frontale, *Sp.eth* Supraethmoid. *Can* Oeffnung des Riechnervencanales, *Nl* Nasale, *Pmx* Praemaxillare, *M M*¹ Maxillare, *Ig* Iugale, *Ms* Mesopterygoid, *Mtp* Metapterygoid, *o o o* Orbitalring, *Hm* Hyomandibulare, *s* Symplecticum, *Qu* Quadratum, *Pr* Praeoperculum, *Iop* Interoperculum, *Sop* Suboperculum, *Op* Operculum, *BsS* Branchiostegalstrahlen, *Ar* Articulare, *De* Dentale, *A* Auge.

Alle die Mundhöhle begrenzenden Knochen, wie z. B. der Vomer, das Parasphenoid, das (in seinem Vorkommen und seiner Entwicklung sehr schwankende) Praemaxillare und Maxillare etc. können bezahnt sein.

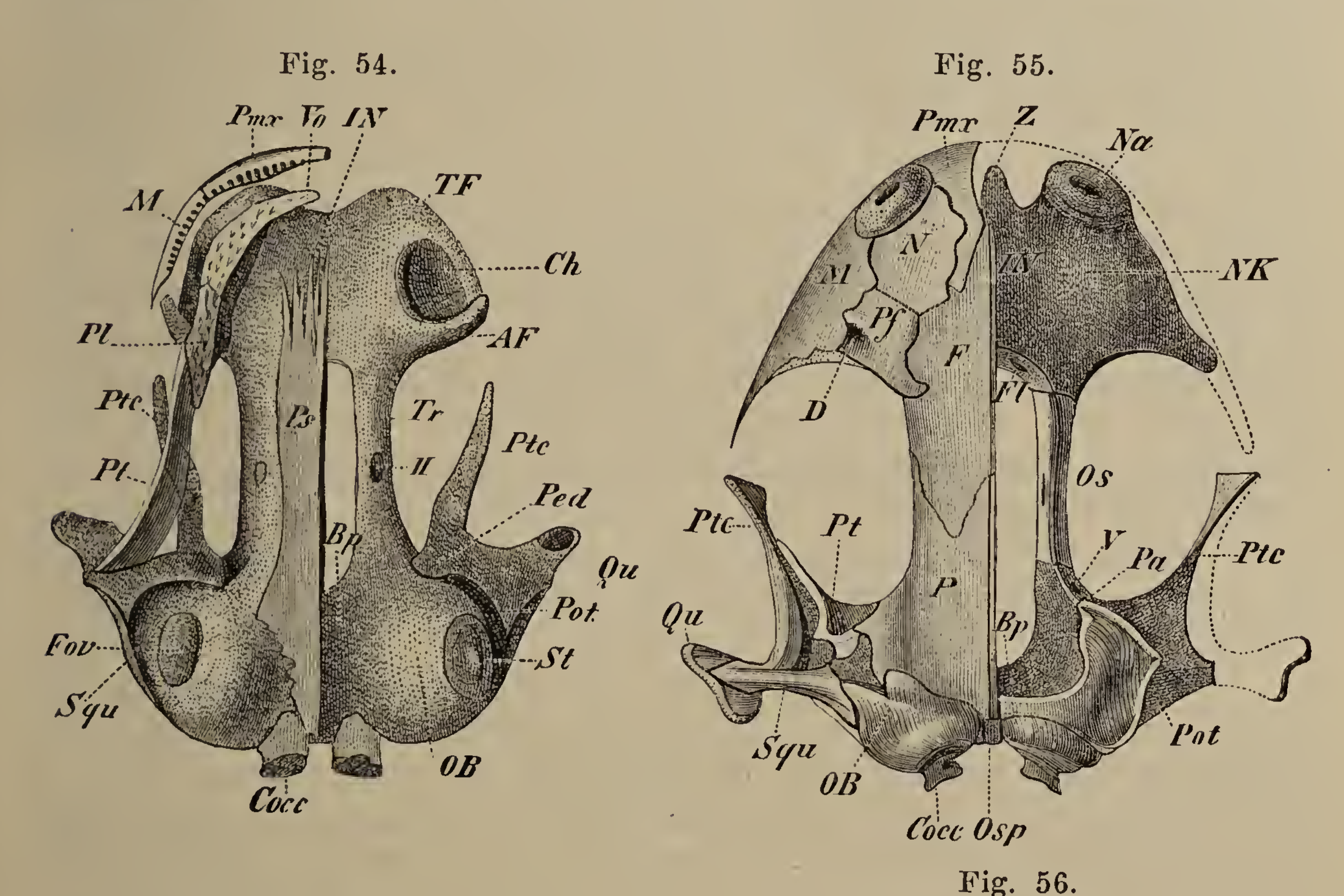
Ausser der oben schon erwähnten Palato-Quadratspange umgibt sich die eigentliche Schädelkapsel der Teleostier noch mit weiteren platten- oder spangenartigen Vorwerken. Dieselben entstehen als reine Hautverknöcherungen in der Umgebung des Auges (Orbitalring) (Fig. 53 *ooo*) und im Bereich des Kiemendeckels (Opercularknochen) (Fig. 53 *Pr, Op, Sop, Jop*). In der ventralen Verlängerung der Kiemendeckelfalte entwickelt sich eine grosse Zahl von Branchiostegalstrahlen (Fig. 53 *BsS*).

Nach vorne stösst der Kiemendeckel-Apparat an eine aus drei Stücken, dem Hyomandibulare, Symplecticum und Quadratum bestehende Knochenkette, welche als Suspensorialapparat für den Unterkiefer fungirt (Fig. 53 *Hm, S, Q* und Fig. 47 *D*). Letzterer besteht aus dem Meckel'schen Knorpel und dann noch aus mehreren

Knochenstücken, wovon das grösste Dentale genannt wird (Fig. 53 *De*). Die andern heissen Articulare (Fig. 53 *Ar*), Angulare und Coronoideum. Die beiden letztgenannten können auch fehlen.

B. Amphibien.

Urodelen. Das Kopfskelet der geschwänzten Amphibien unterscheidet sich von dem der Fische hauptsächlich durch negative Charactere, nemlich einerseits durch geringere Entwicklung der knorpeligen Theile, andrerseits durch eine viel geringere Zahl von



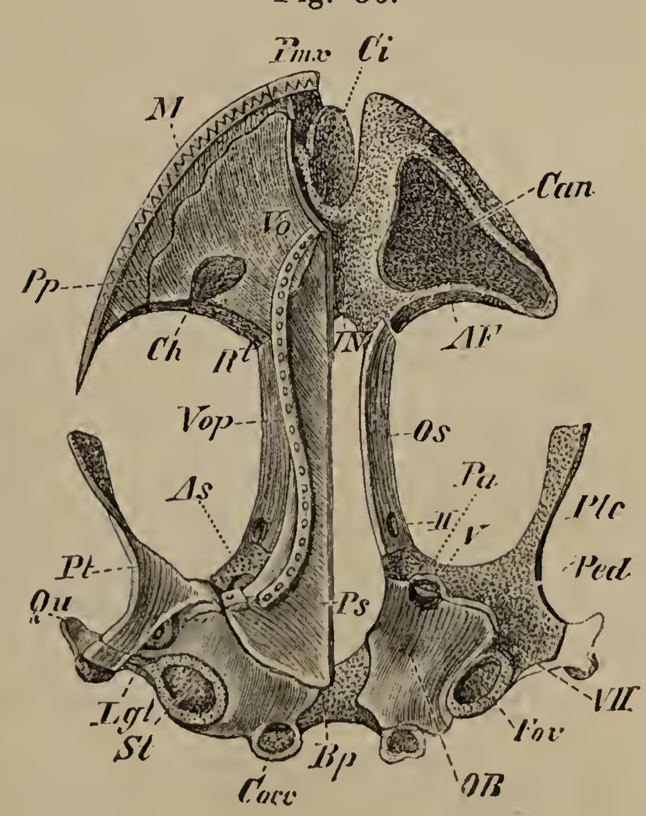


Fig. 54. Schädel eines jungen Axolotls (Ventralansicht).

Fig. 55. Schädel von Salamandra atra. (Erwachsenes Thier, Dorsalansieht).

Fig. 56. Sehädel von Salamandra atra. (Erwaehsenes Thier, Ventralansicht). *Tr* Trabekel, *OB* Ohrblasen, *Fov* Fenestra ovalis, welche auf der einen Seite vom Stapes (*St*) verschlossen dargestellt ist, *Lgt* Bandapparat zwischen letzterem und dem Suspensorium des Unterkiefers, *Cocc* Condyli occipitales, *Bp* knorpelige Basilarplatte zwischen den beiden Ohrblasen, *Osp* dorsale Spange des Occipitalknorpels, *IN* Internasalplatte, welche seitlich zu den die Choane begrenzenden Fortsätzen (*TF* und *AF*) auswächst, *NK* Nasenkapsel, *Can* Cavum nasale, *Na* äussere Nasenöffnung, *Fl* Durchtrittsöffnung für den Riechnerven, *Z* Zungenartiger Knorpelauswuchs der Internasalplatte, welcher als Dach für

das Cavum internasale fungirt (Fig. 56). *Qu* Quadratum, *Ptc* knorpeliges Pterygoid, *Pot* Processus oticus-, *Ped* Pediculus-, *Pa* Proc. ascendens des Quadratum. *Ps* Parasphenoid, *Pt* knöchernes Pterygoid, *Vo* Vomer, *Pl* Palatinum, *Pp* Gaumenfortsatz desselben, *Vop* Vomero-palatinum, *Pmx* Praemaxillare, *M* Maxillare, *Os* Orbito- und *As* Alisphenoid, *N* Nasale, *Pf* Praefrontale, bei *D* vom Thränen-Nasengang durchbohrt, *F*, *P* Frontale und Parietale, *Squ* Squamosum, *II* Opticus-, *V* Trigeminus-, *VII* Facialis-Loch, *Rt* Eintrittsstelle des Ramus nasalis Trigemini in die Nasenkapsel.

Knochen. Kurz, es tritt uns überall ein viel einfacherer, an Ganoiden und Selachier erinnernder Bauplan entgegen. Letzteres gilt namentlich für das Larvenstadium (Fig. 54), wo der Knorpelschädel noch eine sehr grosse Rolle spielt, und wo die von uns oben für den Wirbelthierschädel im Allgemeinen aufgestellte Eintheilung in eine Regio auditiva, nasalis und orbitalis aufs Deutlichste zu Tage tritt. Die in der ventralen und dorsalen Mittellinie (Fig. 54—56 *Osp* und *Bp*) durch eine basi- und supraoccipitale Knorpelcommissur verbundenen und später in der Regel stark verknöchernden Ohrkapseln (*OB*) zeigen uns eine, den Fischen gegenüber neue und sehr wichtige Einrichtung, nemlich eine nach aussen und abwärts schauende Oeffnung, das Foramen ovale (Fenestra ovalis) (Fig. 54, 56 *Fov*). Sie wird von einem Knorpeldeckel, dem sog. Stapes (*St*) verschlossen und wird uns bei der Anatomie des Gehör-Organs wieder beschäftigen.

An der ventralen Circumferenz des Hinterhauptloches entwickeln sich zwei für alle Amphibien characteristische Gelenkhöcker zur Verbindung mit dem ersten Wirbel (Fig. 54—56 *Cocc*).

Die grossen, zeitlebens aus viel Knorpelmasse bestehenden Nasenkapseln (Fig. 55 *Na*) hängen mit den Ohrblasen durch die schlanken, die Seitenwände des Schädels bildenden Trabekel[1]) (*Tr*) zusammen und zwischen diesen liegt ein weiter Hohlraum, welcher dorsalwärts von dem Os frontale und parietale (Fig. 55 *F, P*), ventralwärts aber von dem zuweilen mit bürstenartigen Zähnen besetzten Parasphenoid (Fig. 54 und 56 *Ps*) abgeschlossen wird. Nach vorne von letzterem liegt der, die hinteren Nasenlöcher (Fig. 54 und 56 *Ch*) begrenzende Vomer (*Vo*) und mit diesem ist bei ausgewachsenen Thieren die schlanke, an der Ventralfläche des Parasphenoids sich hinziehende Spange des Palatinum (Fig. 56 *Vop*) verwachsen. Diese Verhältnisse sind erst secundär erworben, denn im Larvenstadium existirt noch eine typische Palato-Quadrat- oder Pterygo-Palatinspange (Fig. 54 *Pt, Ptc, Pl*).

Nach aussen vom Vomer liegt der Oberkiefer (Fig. 54—56 *M*) und nach vorne der, in der Regel eine Höhle einschliessende oder wenigstens begrenzende, Zwischenkiefer (*Pmx*). Dieser zieht sich auf die Dorsalfläche des Schädels herauf und stösst hier nach hinten an das Nasale, auf welches weiterhin das Praefontale folgt (Fig. 55 *N, Pf*).

Der Suspensorialapparat, in welchem auch in der Embryonalzeit

1) Letztere verknöchern mehr oder weniger vollständig und werden dann als Ali- und Orbitosphenoid bezeichnet (Fig. 55, 56 *Os*).

wahrscheinlich kein Hyomandibulare und Symplecticum mehr zur Entwicklung kommt, ist, wie dies ein Blick auf die schematische Abbildung 47 *E* beweist, ungleich einfacher gebaut, als bei Fischen. Er besteht nur aus dem Quadratum, welches secundär mit dem Schädel verwächst und an dessen Aussenfläche sich ein Deckknochen, das Squamosum entwickelt (Fig. 54—56 *Qu, Squ*).

Der durch einen ungemein derben und soliden Character sich auszeichnende Schädel der Gymnophionen weist auf das Kopfskelet der alten untergegangenen Amphibiengeschlechter der Kohlenformation zurück. Er zeigt in manchen Punkten eine gewisse Verwandtschaft zum Anurenschädel und beansprucht namentlich durch eine sehr complicirte Architectur der Nasenkapseln das allergrösste Interesse (vgl. das Geruchsorgan).

Anuren. Der Schädel der ungeschwänzten Batrachier zeigt auf den ersten Blick sehr viel Uebereinstimmendes mit dem der heutigen Urodelen, allein er hat eine wesentlich andere, an den Petromyzontenschädel erinnernde, viel complicirtere Entwicklung durchzumachen und lässt sich somit keineswegs direkt von letzterem ableiten.

Im Larvenstadium ist ein von Lippenknorpeln und Hornzähnen gestützter Saugmund vorhanden, was aber viel wichtiger ist, das ist die Anlage einer knorpelig-häutigen Paukenhöhle (Cavum tympani), welche nach aussen durch ein Trommelfell (Membrana tympani) abgeschlossen wird, während sie nach innen durch die Ohrtrompete (Tuba Eustachii) mit der Mundhöhle communicirt (vergl. das Gehörorgan).

Mit Ausnahme einiger kleinern Stellen auf seiner Dorsalseite, legt sich der gesammte Anurenschädel als eine einheitliche Knorpelmasse an; die Knochen des erwachsenen Schädels sind nicht so zahlreich wie bei Urodelen, da die Stirn- und Scheitelbeine in der Regel

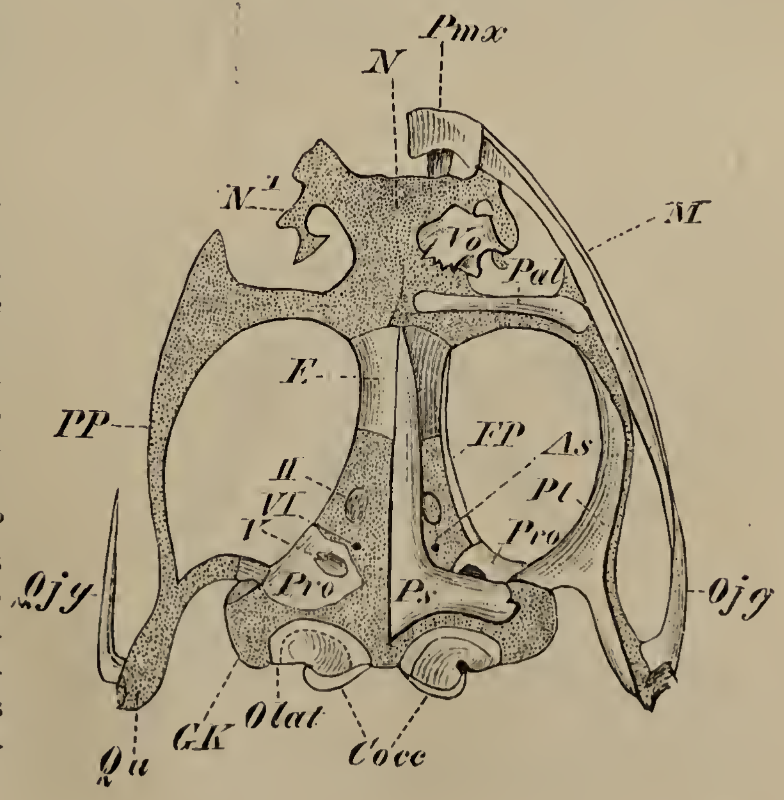


Fig. 57. Schädel von Rana esculenta, ventrale Ansicht. Nach Ecker. Auf der einen Seite sind die Deckknochen entfernt. *Cocc* Condyli occipitales, *Olat* Occipitale laterale, *GK* Gehörkapsel, *Qu* Quadratum, *Qjg* Quadrato-Iugale, *Pro* Prooticum, *Ps* Parasphenoid, *As* Alisphenoid, *Pt* knöchernes Pterygoid, *PP* Palato-Quadratum, *FP* Fronto-Parietale, *E* Ethmoid (Os en ceinture), *Pal* Palatinum, *Vo* Vomer, *M* Maxilla, *Pmx* Praemaxillare, *NN*[1] knorpeliges Nasengerüst, *II*, *V*, *VI* Austrittsöffnung des N. opticus, Trigeminus und Abducens.

jederseits zu einer einzigen Knochenplatte, einem Frontoparietale, zusammenfliessen.

Die Oberkieferspangen wachsen viel weiter nach hinten aus, als bei Urodelen und verbinden sich durch ein kleines Mittelstück (Quadratojugale) mit dem Suspensorialapparat des Unterkiefers (Fig. 57 *Qjg*). Ueber die formellen Verhältnisse der die Mundhöhle begrenzenden Knochen vergl. Fig. 57.

Das **Visceralskelet der Amphibien** unterliegt, abgesehen vom Unterkiefer, zahlreichen Variationen, doch haben wir uns die Grundform, wie sie uns im Larvenstadium (Fig. 58 *A*) entgegentritt, als

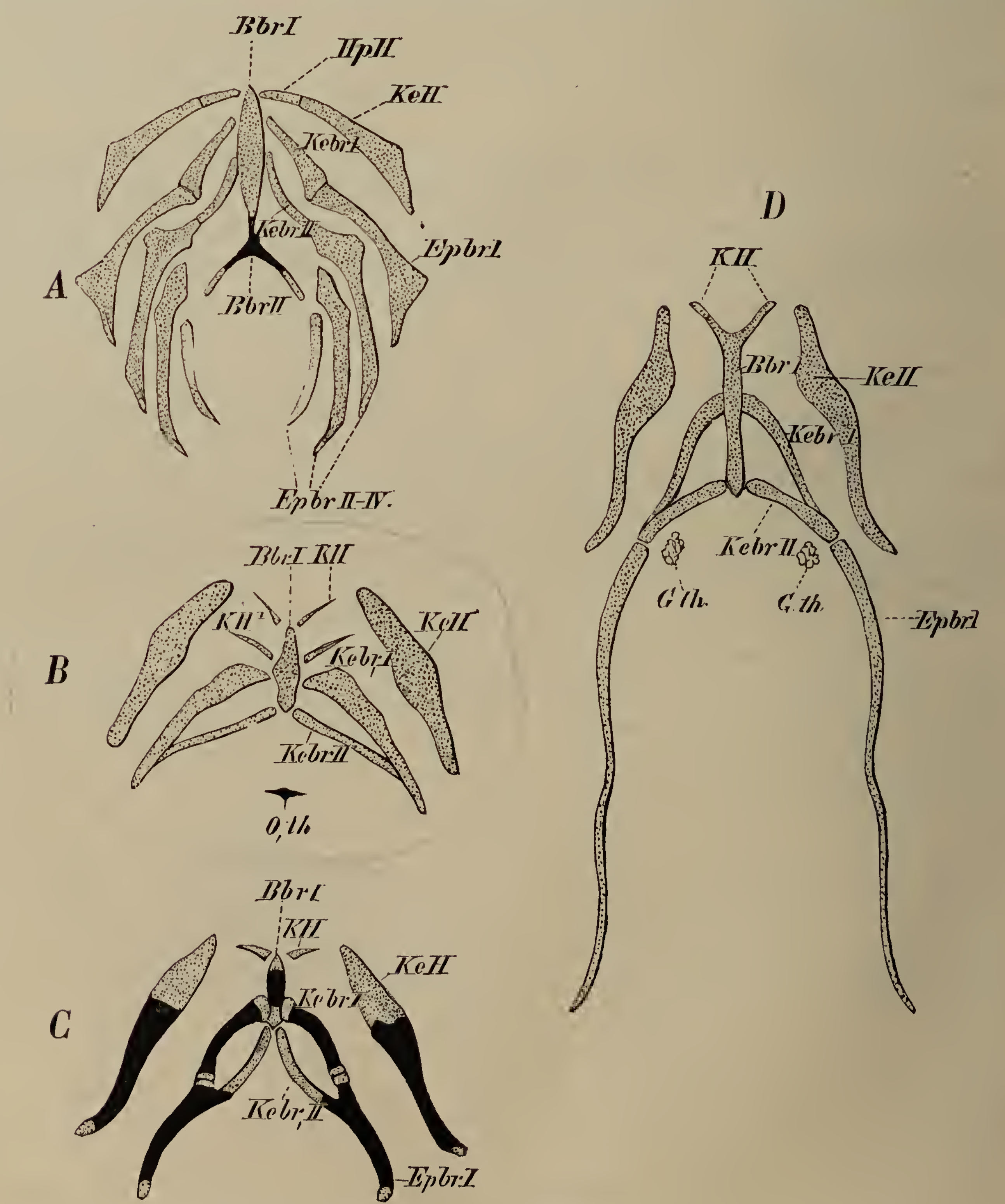


Fig. 58. Zungenbein - Kiemenbogen - Apparat von Urodelen. *A* Axolotl (Siredon pisciformis). *B* Salamandra maculata. *C* Triton cristatus. *D* Spelerpes fuscus. *Bbr I*, *II* Erstes und zweites Basibranchiale, *KeH* Keratohyale, *HpH* Hypohyale, *Kebr I*, *II* Erstes und zweites Keratobranchiale, *Epbr I–IV* Erstes bis viertes Epibranchiale, *KH*, *KH*[1] Vorderes und hinteres Paar der kleinen Zungenbeinhörner, *O,th* Os thyreoideum, *G,th* Glandula thyreoidea.

aus fünf Spangenpaaren bestehend zu denken. Das vorderste Paar besteht aus dem in zwei Stücke (Fig. 58 *A, HpH, KeH*) zerfallenden Hyoidbogen und darauf folgen nach hinten vier ächte Kiemenbogen, welche sich ebenfalls in je zwei Stücke (*Kebr I, II, Epbr I, II*) gliedern. Die zwei letzten, viel kleineren Stücke sind eingliederig (*Epbr III, IV*). Alle die genannten Bogenpaare werden in der Mittellinie durch ein einfaches oder zweigliederiges Copularstück verbunden (Fig. 58 *A, Bbr I* und *Bbr II*). Nach Ablauf des Larvenstadiums, d. h. der Kiemenathmung, schwinden die zwei hintersten Bogenpaare ganz, während die vorderen nach Lage und Form Veränderungen eingehen und mehr oder weniger stark verknöchern (Fig. 58 *B, C*). Bei der Gattung Spelerpes, die eine Schleuderzunge besitzt, wächst das laterale (dorsale) Stück des ersten ächten Kiemenbogens, das sog. Epibranchiale *I*, zu einem langen Knorpelfaden aus, der sich weit unter der Rückenhaut hin erstreckt (Fig. 58 *D*).

Bei Anuren findet nach Ablauf der Larvenperiode im Branchialskelet eine ungleich stärkere Rückbildung statt, als bei Urodelen.

C. Reptilien.

So enge die verwandtschaftlichen Beziehungen sind, welche zwischen dem Schädel der Reptilien und demjenigen der Vögel bestehen, so gross ist die Kluft, welche ihn von demjenigen der Amphibien und der Säugethiere trennt.

Der knorpelige Primordialschädel wird, abgesehen von der Naso-Ethmoidalgegend, durch einen ausgedehnten, über den ganzen Schädel sich erstreckenden Verknöcherungsprocess, fast ganz zum Verschwinden gebracht.

Die Schädelhöhle erstreckt sich bei Ophidiern, Amphisbänen und Crocodiliern interorbital bis nach vorne zur Ethmoidalgegend, bei Lacertiliern und Cheloniern dagegen, wo ein häutig knorpeliges, von den Riechnerven durchzogenes Interorbitalseptum besteht, hört sie schon weit hinten auf (vergl. das Capitel über den Teleostierschädel).

Der bei Fischen und Amphibien eine so grosse Rolle spielende Belegknochen am Dache der Mundhöhle, das Parasphenoid, tritt bei Reptilien ganz zurück und kommt von hier an überhaupt nie mehr zur Entwicklung. An seiner Stelle figurirt an der Basis cranii eine Längsreihe knorpelig praeformirter Knochen, die man als Basi-occipitale, Basi- und Praesphenoid unterscheiden kann. Im Gegensatz zu den Amphibien existirt zur Verbindung mit der Wirbelsäule nur ein einziger, unpaarer Gelenkkopf, der übrigens, genau genommen, aus drei Theilen hervorgegangen zu denken ist.

Im Bereich des Schädeldaches entwickelt sich, ähnlich wie bei Teleostiern, ein reicher Knochen-Complex, dagegen treten die Trabecularmassen (Ali- und Orbitosphenoide) sehr in den Hintergrund und werden wohl auch, wie z. B. bei Schlangen, z. Th. durch senkrecht absteigende Fortsätze der Stirn- und Scheitelbeine ersetzt.

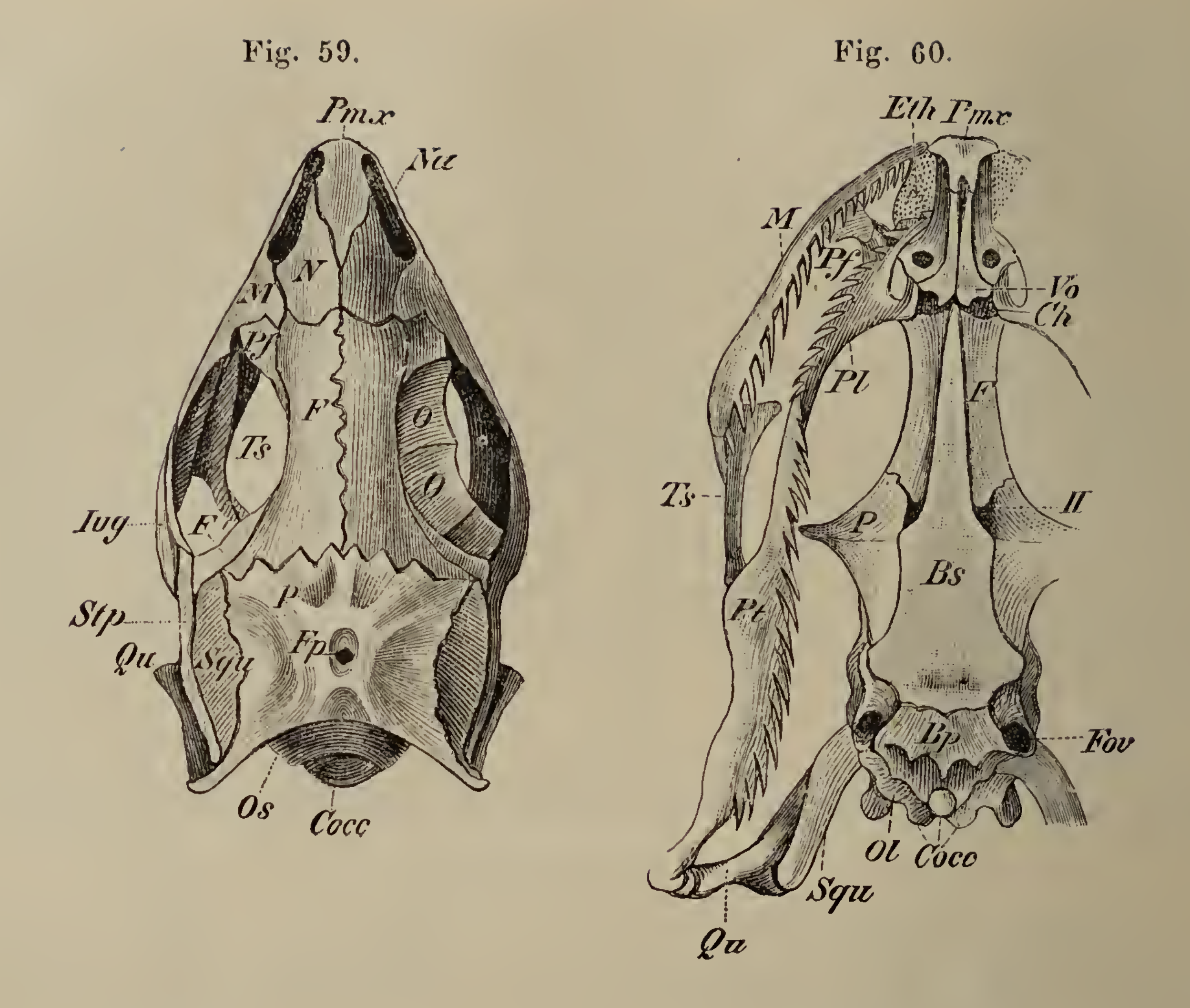


Fig. 61.

Fig. 62.

Fig. 59. Schädel von Lacerta agilis. Fig. 60, 61 Schädel von Tropidonotus natrix. *Cocc* Condylus occipitalis, *Os* und *Osp* Occipitale superius, *Ol* Occipitale laterale, *Fov* Foramen ovale, *Pe* Petrosum, *P* Parietale, *Fp* Foramen parietale, *F* Frontale, *F*¹ Postfrontale, *Pf* Praefrontale, *Eth* Ethmoid, *N* Nasale, *Pmx* Praemaxillare, *M* Maxillare, *O*, *O* knöcherner Orbitalring, *Bp* Basioccipitale, *Bs* Basisphenoid, *Ch* Choane, *Vo* Vomer, *Pl* Palatinum, *Pt* Pterygoid, *Ts* Os transversum, *Qu* Quadratum, *Squ* Squamosum, *Stp* Supratemporale, *Iug* Iugale, *Art* Articulare, *Ag* Angulare, *SA* Supraangulare, *Dt* Dentale, *II* Opticusloch.

Fig. 62. Schädel einer jungen Emys europaea. Seitliche Ansicht. *Cocc* Condyli occipitales, *Ol* Occipitale laterale, *Osp* Occipitale superius, welches hier einen Kamm erzeugt, *P* Parietale, *F* Frontale, *F*¹ Postfrontale, *Pf* Praefrontale, welches sich stark am vorderen

Abschluss der Augenhöhle betheiligt, *I* Eintrittsöffnung des N. olfactorius in die Nasenhöhle, *Si* Septum interorbitale, *Na* äussere Nasenöffnung, *M* Maxillare, *Pmx* Praemaxillare, *HK* Hornscheiden, *Vo* Vomer, *Iug* Iugale, *Qjg* Quadrato-jugale, *Qu* Quadratum, *Mt* Membrana tympani, *Squ* Squamosum, *Bp* Knorpelnaht zwischen Basioccipitale und Basisphenoid, *Md* Mandibula.

Die Stirn- und Scheitelbeine sind in der Regel unpaar und sind bei Lacertiliern von einer Oeffnung (Foramen parietale) durchbohrt.

Ueber die topographischen Beziehungen der einzelnen Knochen zu einander vergl. die Fig. 59—63. Es ist daraus zu ersehen, dass der beim Urodelenschädel etwas eingehender besprochene Grundplan im Wesentlichen auch hier festgehalten ist. Als neues Element tritt ein zwischen dem Oberkiefer und dem Flügelbein ausgespannter Knochen, das Os transversum, auf (Fig. 59—63 *Ts*). Auch ein bei Sauriern existirender circumorbitaler Knochenring verdient noch Erwähnung (Fig. 59 *O O*).

Die Bezahnung ist durchweg eine kräftigere und, wie bei Amphibien, können ausser den eigentlichen Kieferknochen auch noch die Gaumen- und Flügelbeine Zähne tragen (Fig. 60 *Pl, Pt*). Bürstenartige Sphenoidalzähne kommen bei Reptilien nicht mehr vor und die Chelonier sind sogar ganz zahnlos. Ihre Kieferknochen sind an ihrer freien Kante mit starken Hornscheiden überzogen.

Von besonderem Interesse ist der Crocodilierschädel, insofern hier die Gaumenfortsätze (Fig. 63 *M*) des Oberkiefers, sowie weiter nach hinten die Gaumen- und Flügelbeine (*Pl* und *Pt*) in der Mittellinie zusammentreten und so ein zweites, von der eigentlichen (sphenoidalen) Schädelbasis sich abhebendes Dach der Mundhöhle bilden. Der dadurch gebildete Hohlraum fällt in die Rückwärtsverlängerung der Nasenhöhle, welche in Folge dessen vom Cavum oris schärfer differenzirt erscheint und erst weit hinten (bei *Ch* auf Fig. 63) in die Mundhöhle ausmündet. Damit — und wir sehen diese Verhältnisse schon bei Cheloniern angebahnt — erreicht der Schädel einen hohen, auch die Säugethiere characterisirenden Entwicklungsgrad.

Der Suspensorialapparat des Unterkiefers besteht einzig und allein aus dem Quadratum, welches dem

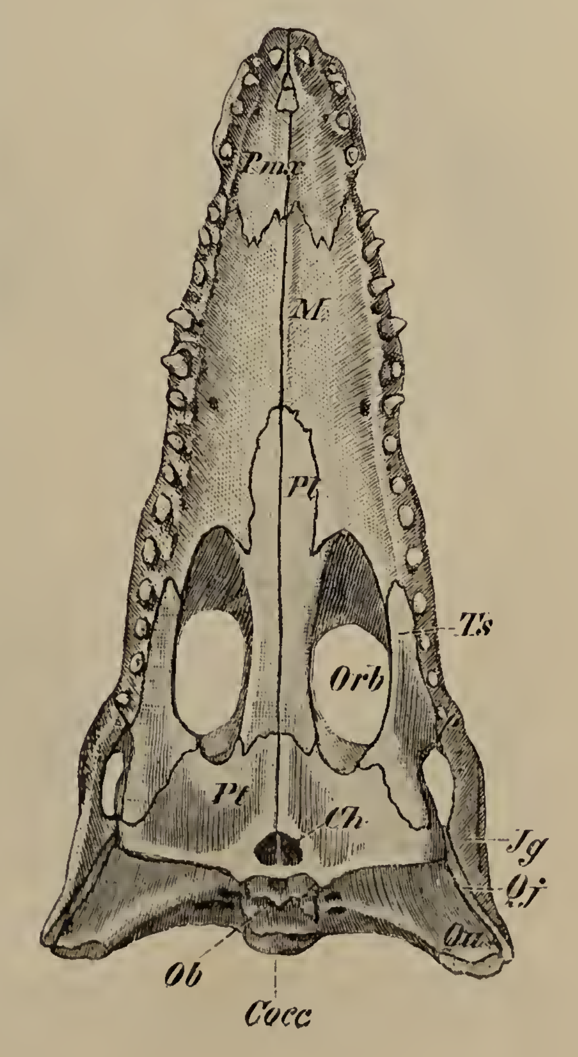


Fig. 63. Schädel eines jungen Crocodils, ventrale Ansicht. *Cocc* Condyli occipitalis, *Ob* Occipitale basilare, *Ch* Choanen, *Pt* Pterygoid, *Orb* Orbita, *Pl* Palatinum, *M* Processus palatinus des Maxillare, *Pmx* Praemaxillare, *Ts* Os transversum, *Ig* Iugale, *Qj* Quadrato-jugale, *Qu* Quadratum.

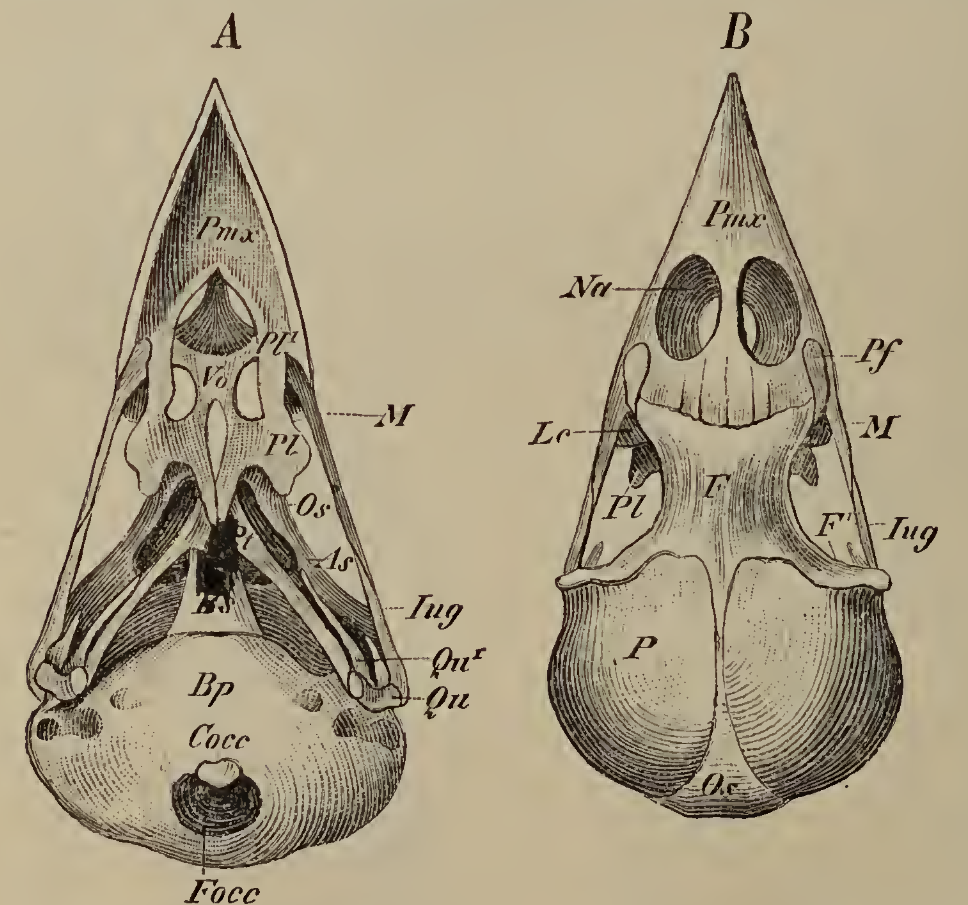
Schädel nur lose anliegt (Schlangen [1]), Lacertilier), oder fest mit ihm verbunden sein kann (Hatteria, Chelonier, Chamaeleonten, Crocodilier).

Im Bereich des Unterkiefers entsteht eine ganze Anzahl von Knochen, so z. B. ein Dentale, Angulare, Supraangulare, Articulare etc. (Fig. 60 *Dt, Ag, SA, Art*).

Der Branchialapparat spielt, entsprechend der ohne Kiemenathmung verlaufenden Entwicklung der Reptilien, keine grosse Rolle und bildet sich oft bis auf minimale Spuren zurück, so dass z. B. bei Schlangen nur noch die Hyoide — und auch diese nicht immer — übrig bleiben. Bei Schildkröten persistirt auch noch eine Copula, sowie der erste Kiemenbogen.

D. Vögel.

Der Schädel folgt in seinem Grundplan durchaus demjenigen der Reptilien und in erster Linie dem der Saurier, doch zeigt er eine ungleich voluminösere Entfaltung der Hirnkapsel (Fig. 64 *P*).



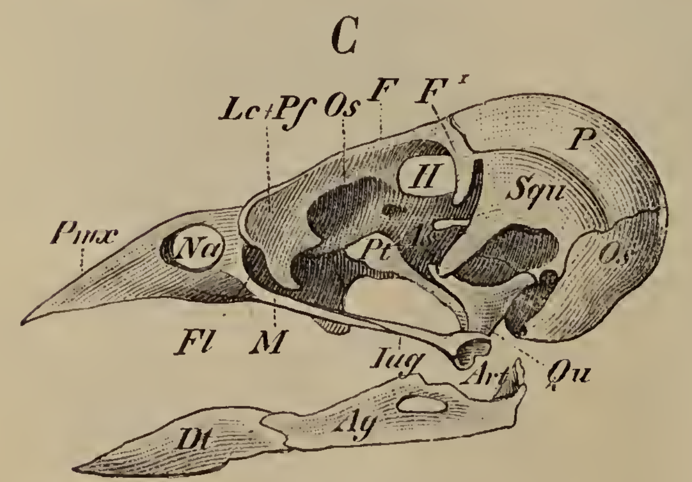


Fig. 64. Schädel von Passer domesticus. *A* Dorsale-, *B* Ventrale-, *C* Seitliche Ansicht. *Focc* Foramen occipitale, *Cocc* Condylus occipitalis, *Os* Supra-, *Bp* Basi-occipitale, *P* Parietale, *F* Frontale, *Pmx* Praemaxillare, *Na* äussere Nasenöffnung, *Pf* + *Lc* Praefrontale und Lacrimale, *Fl* Fossa lacrymalis, *F*¹ Postfrontaler Fortsatz, *Squ* Squamosum, *As*, *Os* Ali- und Orbito-sphenoid, *H* häutige Fontanelle, *Bs* Basi-sphenoid, *Pt* Pterygoid, *Pl* Palatinum, bei *Pl*¹ mit dem Praemaxillare verbunden, *Vo* Vomer, *M* Maxillare, *Iug* Iugale, *Qu* Quadratum, welches bei *Qu*¹ einen Fortsatz ausschickt, *Art* Articulare, *Ag* Angulare, *Dt* Dentale.

1) Bei Schlangen (Fig. 60 *Qu*) ist es nur indirekt, d. h. mittelst des Squamosum (*Squ*) mit dem Schädel verbunden; dabei springt es weit nach hinten aus und

Alle Knochen haben die Tendenz, nach Verstreichung der ursprünglich zwischen ihnen liegenden Nähte zu einer einheitlichen, zum grossen Theil endochondral gebildeten Knochenmasse zusammenzufliessen. Nur im Bereich der Nase bleiben grössere Knorpelreste zeitlebens bestehen. Der unpaare Condylus occipitalis liegt, im Gegensatz zu allen, bis jetzt betrachteten Vertebraten, nicht mehr am hinteren Umfang des Schädels, sondern ist der Art (an die Basis cranii) nach abwärts gerückt, dass die Längsaxe des Schädels von derjenigen der Wirbelsäule wie abgeknickt erscheint.

Sämmtliche Knochen sind zart, spongiös und stehen dadurch in grossem Contrast zu denjenigen der Reptilien, wo wir oft einer elfenbeinartigen, steinharten Structur begegnen. (Ueber die, schon bei Crocodiliern und gewissen fossilen Reptilien angedeutete Pneumaticität der Knochen vergl. das Capitel über das Respirationssystem.) Eine Gaumenbildung nach Art derjenigen der Crocodilier kommt nirgends zur Beobachtung, so dass der Vogelschädel hierin eine entschieden niedrigere Entwicklungsstufe bekundet. Zähne kommen bei den heutigen Vögeln nicht mehr zur Entwicklung und an ihrer Stelle fungirt eine die Kieferknochen überziehende Hornscheide (Schnabel).

Eine Fenestra ovalis und rotunda der Gehörkapsel, sowie ein in die Mundhöhle mündendes Cavum tympani sind so gut wie bei den Reptilien vorhanden.

Das Visceralskelet bildet sich stark zurück, der erste Kiemenbogen aber persistirt nicht nur, sondern kann, wie z. B. bei Spechten, zu einer ausserordentlich langen, den ganzen Schädel umgreifenden Spange auswachsen.

(Ueber alles Weitere vergl. Fig. 64 *A, B, C*).

E. Säuger.

Hier handelt es sich um eine viel innigere Verbindung zwischen dem cranialen und visceralen Schädelabschnitt, als dies bei den bis jetzt betrachteten Wirbelthieren der Fall ist. Beide erscheinen nach vollendeter Entwicklung, abgesehen vom mandibularen Bogen, wie aus einem Guss und bei den höchsten Typen, wie z. B. beim Menschen, stellt man den sogen. Gesichtsschädel (Facies) dem Hirnschädel (Cranium) gegenüber. Beide gehen derartige Lagebeziehungen zu einander ein, dass der erstere, je höher man in der Reihe der Säugethiere empor steigt, immer mehr an die untere Seite des letzteren zu liegen kommt, so dass man also bei den höchsten Formen bezüglich der gegenseitigen Lagerung nicht mehr sowohl von einem Vorne und Hinten, als vielmehr von einem Unten und Oben reden kann. Dabei tritt der Gesichtsschädel, als der vegetativen Sphäre angehörend, bei dem höchsten Typus, dem Menschen, gegenüber dem grossen, auf eine hohe geistige Stufe hinweisenden

garantirt so, indem auch das Gelenkende des Unterkiefers entsprechend weit nach hinten reicht, eine sehr weite Mundspalte.

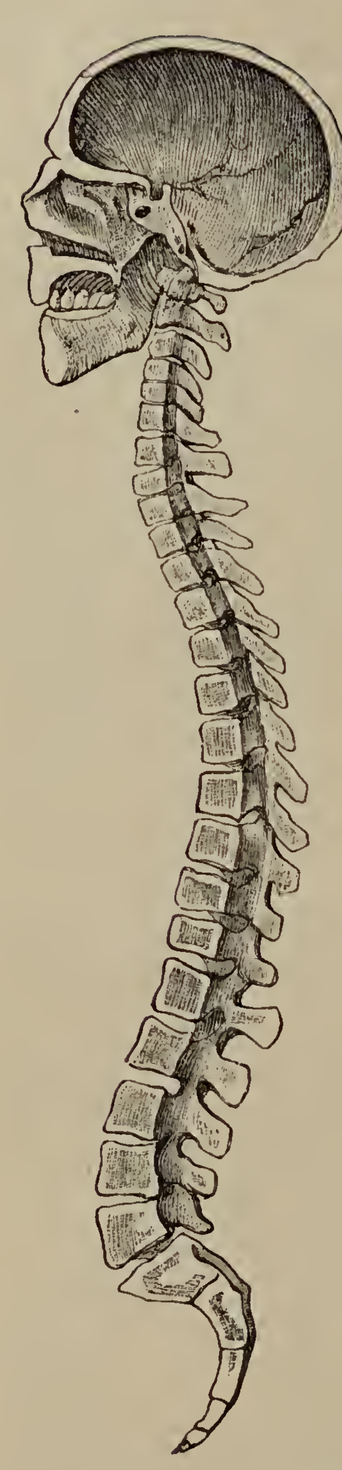


Fig. 65. Schädel und Wirbelsäule des Menschen, senkrecht durchschnitten.

Hirnschädel stark in den Hintergrund und zugleich ist die Abknickung der Schädelbasis von der Axe der Wirbelsäule noch viel weiter gediehen, als dies bei den Vögeln zu constatiren war.

Die Schädelbasis ist wie bei Reptilien und Vögeln knorpelig praeformirt, während sich die Schädeldecken direkt in einer häutig-fibrösen Grundlage entwickeln.

Der vordere Abschluss des Cavum cranii erfolgt durch die von den Riechnerven durchbohrte Lamina cribrosa des Ethmoids, sowie durch die entgegenkommenden Stirnbeine.

Ueber die bei der Gehörkapsel und Riechhöhle in Betracht kommenden Ossificationen, sowie über die Bildungsgeschichte der Gehörknöchelchen vergl. das Capitel über das Gehörorgan. Knorpelreste finden sich beim erwachsenen Säugethierschädel in der Regio nasalis.

Dass die Säugethiere bezüglich ihrer Gaumenbildung (Palatum durum) mit den Crocodiliern principiell übereinstimmen, habe ich oben schon betont.

Das Praemaxillare scheint, nach neueren Untersuchungen, seiner ursprünglichen Anlage nach, jederseits doppelt vorhanden zu sein. In der Medianlinie begrenzt es einen Canal, der eine Verbindung zwischen Nasen- und Mundhöhle darstellt (Canalis incisivus).

In der Wangengegend sind die Maxillaria bei den meisten Säugethieren durch ein Jugale mit einem Fortsatze des Squamosum verbunden; bei Ungulaten und Primaten, wo sich das Jugale mit einem Fortsatze des Stirnbeines verbindet, erfährt die Orbita einen fast vollständigen Abschluss gegen die Schläfengrube hin.

Der häufig zu einem fibrösen Band (Ligamentum stylo-hyoideum) rückgebildete Hyoidbogen verbindet sich proximalwärts mit dem Boden der Ohrkapsel und distalwärts mit dem dritten Visceral-, d. h. mit dem ersten, eigentlichen Kiemenbogen. Letzterer bildet den eigentlichen Zungenbeinkörper mit den dazu gehörigen „grossen Hörnern“. Auch vom IV. Kiemenbogen scheinen da und dort noch Reste vorzukommen, so z. B. bei Phocaena.

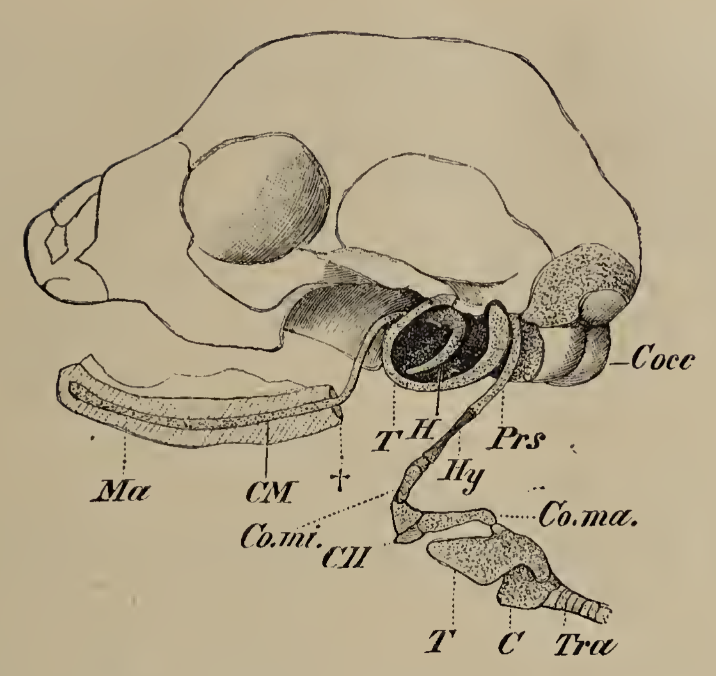


Fig. 66. Schädel eines Hundsembryos. *Ma* Mandibel, die bei † durchschnitten ist, *CM* Meckel'scher Knorpel, welcher sich durch die Glaser'sche Spalte hinter dem Annulus tympanicus (*T*) in die Paukenhöhle hineinzieht und sich dort bereits zum Hammer (*H*) differenzirt hat, *CH* Körper des Zungenbeins, *Co. ma.* grosse Hörner- und *Co. mi.* kleine Hörner desselben, *Hy* Hyoid, *Prs* Processus styloideus, *T* Cartilago thyreoidea und *C* Cartilago cricoidea des Kehlkopfs, *Tra* Trachea, *Cocc* Condyli occipitales.

Die Zähne sind bei den Säugern auf die Maxillaria, Praemaxillaria und den Unterkiefer beschränkt.

Litteratur. F. Ahlborn, *Ueber die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL. 1884.* C. Gegenbaur, *Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbelthiere. III. H. Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872.* J. Müller, *Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.* W. K. Parker, *Vergl. dessen zahlreiche, auf alle Wirbelthierklassen sich erstreckende Schriften in den „Transactions of the Royal — und Zoological Society" der letzten 20 Jahre.* W. K. Parker und G. T, Bettany, *Die Morphologie des Schädels. In's Deutsche übers. von* B. Vetter. *Stuttgart 1879.* (*Umfasst sämmtl. Wirbelthierklassen*). J. W. van Wyhe, *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882.* O. Hertwig, *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XI. Suppl.-H. 1874.* R. Wiedersheim, *Salamandrina perspicillata etc. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875.* Derselbe, *Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.* Derselbe, *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.* E. Dursy, *Entw.-Gesch. des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869.*

---

6. Gliedmassen.

Die Gliedmassen oder Extremitäten, welche als Appendicularorgane dem durch Kopf, Hals und Rumpf dargestellten Stamm

gegenüberzustellen sind, fungiren in erster Linie als Bewegungsorgane und lassen sich in unpaare und paarige eintheilen. Der Entwicklung beider geht bei Fischen eine lineare Wucherung der Epidermis vorher, wodurch vier, vom Kopf bis gegen das Schwanzende laufende Falten oder besser Leisten, eine dorsale und ventrale sowie je eine laterale gebildet werden (Fig. 67 *A, D, V, S*). Mesodermale Elemente treten erst secundär hinzu.

a) Unpaare Gliedmassen.

Sie sind so gut wie ganz auf die Fische beschränkt und entwickeln sich aus der dorsalen und ventralen Epidermisleiste, welche sich entweder in continuo erhält, resp. weiter entwickelt, oder welche eine derartige Rückbildung erfährt, dass nur gewisse Stellen, unter Zuhilfekommen von Muskeln und Skelettheilen (Flossenträgern) als Rücken-, (Fett-), Schwanz- und Afterflosse persistiren (Fig. 67 *A, B*).

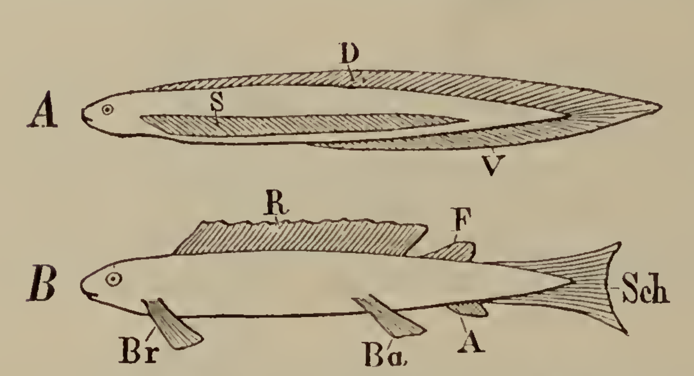


Fig. 67. *A* Schematische Darstellung der continuirlichen Seiten-, Rücken- und Bauchflossen (*S, D, V*).
B Die definitiven Flossen.
R Rücken-, *F* Fett-, *Sch* Schwanz-, *A* After-, *Ba* Bauch-, *Br* Brust- } Flosse.

Bei geschwänzten Amphibien treten die unpaaren Gliedmassen nur noch spurweise auf und zwar in Form eines an der ventralen und dorsalen Schwanzseite sich entwickelnden Hautsaumes. Letzterer kann sich unter Umständen über den ganzen Rücken hin bis zum Kopf fortsetzen, nie aber kommt es dabei zur Einlagerung von knöchernen oder knorpeligen Stützelementen.

b) Paarige Gliedmassen.

Wohl keine andere morphologische Frage hat im Laufe der letzten 20 Jahre eine so ausführliche Bearbeitung und zugleich auch eine so verschiedene Beantwortung erfahren, wie die nach der Herkunft der **paarigen Gliedmassen.** Zwei Ansichten stehen sich schroff gegenüber. Nach der einen wären die Extremitäten in ihrem centralen (proximalen) Abschnitt, den man als **Schulter-** und **Beckengürtel** bezeichnet, als Abkömmlinge der Kiemenbogen, in ihrem peripheren (distalen) oder freien Abschnitt aber als umgebildete Flossenstrahlen zu betrachten. Nach dieser Auffassung wäre also der Beckengürtel als ein weit nach hinten gewanderter Visceralbogen und somit als eine dem Schultergürtel vollkommen homologe Bildung zu erachten.

Nach der andern Ansicht hätten die paarigen Gliedmassen ab

origine mit dem Visceralskelet nichts zu schaffen, sondern wären als die letzten, auf eine bestimmte Körpergegend (Brust- und Beckengegend) localisirten Reste einer, ursprünglich in metamerem Sinn über den ganzen Rumpf sich erstreckenden Reihe von Knorpelspangen aufzufassen. Mit andern Worten: wie jeder Leibesringel eines Gliederthieres, z. B. eines Ringelwurmes, je mit einem Gliedmassenpaar ausgerüstet gedacht werden kann, so gilt dasselbe, wie neuere Forschungen zu beweisen scheinen, auch für jedes Ursegment des Wirbelthierkörpers.

An Stelle der, durch die erstere Auffassung geforderten Homologie des Schulter- und Beckengürtels, resp. der gesammten Vorder- und Hinterextremität würde bei dieser zweiten Auffassung nur ein homodynames Verhältniss der entsprechenden Theile treten. Ja die neueren Forscher auf diesem Gebiet nehmen nicht einmal mehr eine Homodynamie an, sondern behaupten, dass der Beckengürtel auch ontogenetisch mit dem Schultergürtel keineswegs parallelisirbar sei, sondern dass beide, nach ganz verschiedenem Modus entstehend, überhaupt nicht direkt zu vergleichen, sondern nur als „scheinbar ähnliche" Bildungen zu betrachten seien. Welcher von beiden Erklärungsversuchen der Wahrheit näher kommt, lässt sich bis jetzt noch nicht genau absehen, und es ist hier auch nicht der Ort, um über das Für und Gegen zu discutiren.

Schultergürtel.

Fische.

Bei **Amphioxus** und den **Cyclostomen** fehlt mit den paarigen Gliedmassen auch ein Becken- und Schultergürtel. Bei **Selachiern** handelt es sich um einen ventral, durch hyaline oder fibröse Masse, geschlossenen, höchst einfachen Knorpelbogen, der auch bei **Ganoiden**- und **Teleostier**-Embryonen in ganz homologer Weise auftritt.

Später aber entwickelt sich bei den beiden letztgenannten Fischgruppen in seinem Bereich, und zwar vom Perichondrium ausgehend, eine Reihe knöcherner Gebilde, so dass man jetzt einen secundären oder knöchernen Schultergürtel dem primären oder knorpeligen gegenüberstellen kann.

Die freie Extremität, die Flosse, verbindet sich mit seiner hinteren, äusseren Circumferenz und so kann man, von dieser Stelle ausgehend, einen oberen, dorsalen und einen unteren, ventralen Abschnitt des Schultergürtels unterscheiden. Ersterer, welcher sich mit dem Schädel verbindet, entspricht einem Scapulare, der zweite

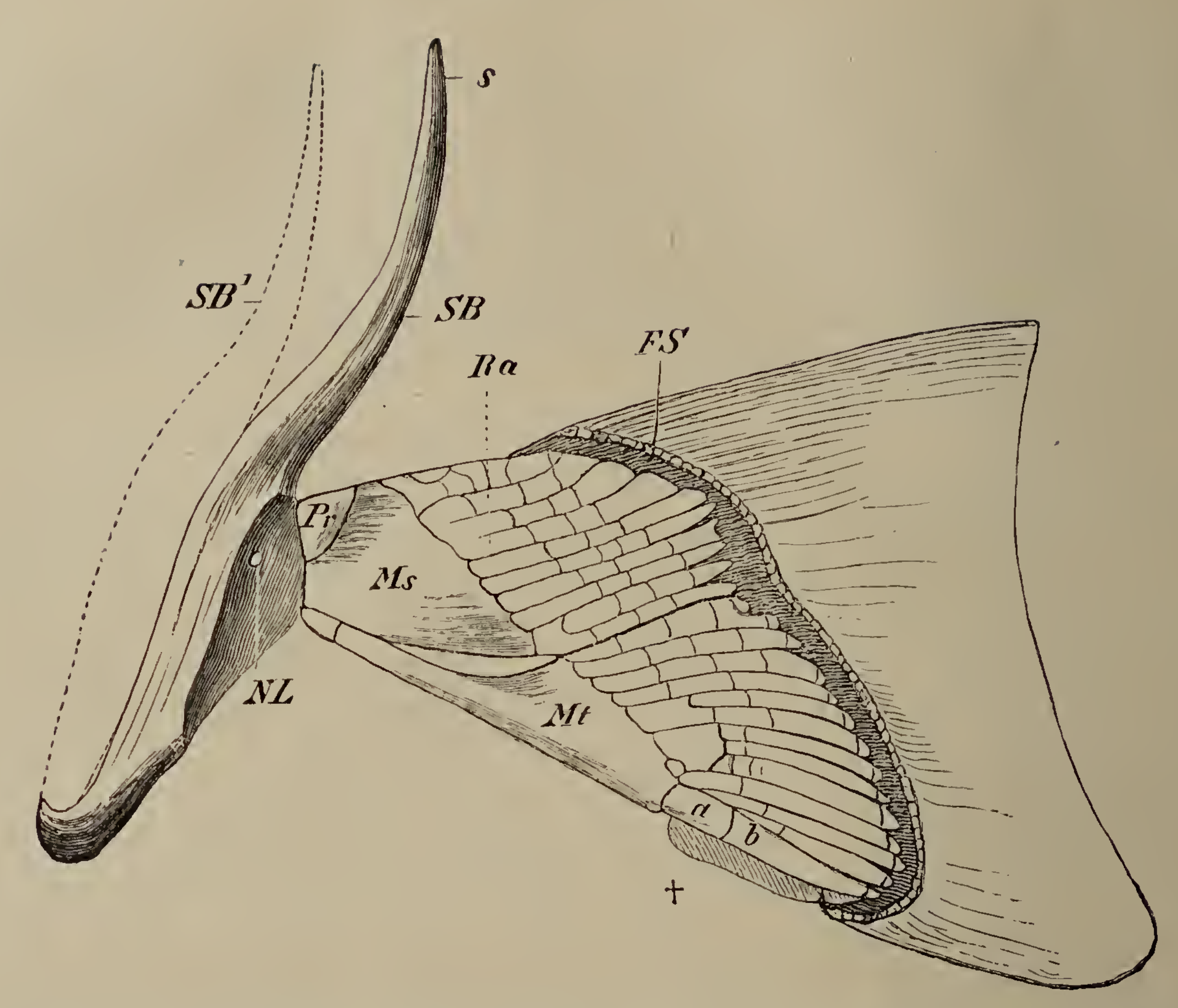


Fig. 68. Schultergürtel und Brustflosse von Heptanchus. *SB*, *SB*[1] Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt, *Pr*, *Ms*, *Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das Pro-, Meso- und Metapterygoid, *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *a*, *b* in der Axe des Metapterygoids liegender Hauptstrahl der Flosse, † jenseits des letzteren liegender Strahl (Andeutung eines biserialen Typus), *FS* durchschnittene Hornfäden.

einem Coracoid plus Procoracoid (Claviculare) der über den Fischen stehenden Wirbelthiere [1]).

Amphibien und Reptilien.

Ein unmittelbarer Anschluss an die Fische besteht nicht, dagegen ist der Schultergürtel aller höheren Wirbelthiere in demjenigen der Amphibien in seinen fundamentalsten Punkten bereits vorgebildet.

Stets handelt es sich um eine knorpelige resp. knöcherne, dorsal gelagerte Platte (Scapula), die sich seitlich am Rumpf herabkrümmt und dann ventral umbiegend in zwei Fortsätze, einen vorderen (Clavicula oder Procoracoid) und einen hinteren (Coracoid) auseinanderfährt (Fig. 69 *S*, *Cl*, *Co*).

1) Der Schultergürtel der Dipnoër nimmt eine Mittelstellung ein zwischen demjenigen der Selachier und dem der Ganoiden. Nach Form und Lage besitzt er aber so viel Eigenartiges, dass hier nicht näher darauf eingegangen werden kann.

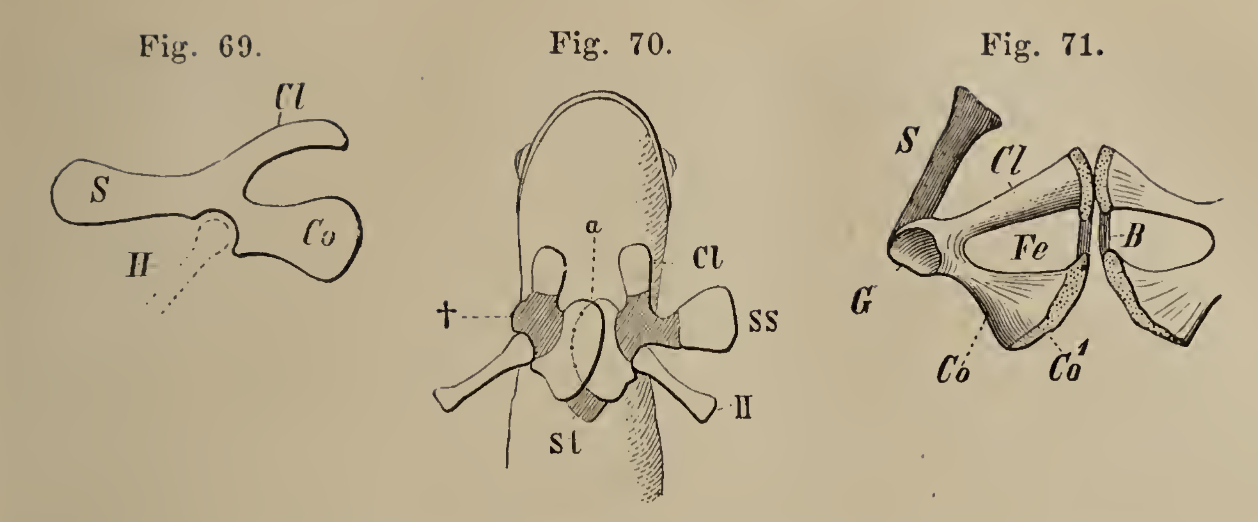


Fig. 69. Grundschema des Schultergürtels sämmtlicher Wirbelthiere von den Amphibien an bis zu den Säugethieren. *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Cl* Clavicula (Procoracoid), *H* Humerus.

Fig. 70. Halbschematische Darstellung des Schultergürtels und des Sternums der Urodelen. *St* Sternum, *a* Vereinigungspunkt der beiden Coracoidplatten, *Cl* Clavicula, *SS* Suprascapula, die der linken Seite quer nach aussen geschlagen, † knöcherne Scapula, *H* Humerus.

Fig. 71. Schultergürtel einer Schildkröte, Ventralansicht. *S* Scapula, *Co* Coracoid, Co^1 Epicoracoid, *Cl* Clavicula, *B* fibröses Band zwischen diesen beiden Stücken, *Fe* Fensterbildung zwischen ihnen, *G* Gelenkpfanne.

Von einer Verbindung mit dem Schädel ist nirgends mehr die Rede, wohl aber erfolgt eine solche brustwärts mit dem Sternum, beziehungsweise mit dem Episternum (vergl. Fig. 37, 39, 40). Dabei schieben sich die beiden Coracoidplatten (Fig. 37, 40 *Co*, Co^1) in der ventralen Mittellinie dachziegelartig übereinander oder legen sich ihre freien Ränder enge zusammen und verwachsen miteinander (Fig. 39 *Co*, Co^1).

Wie überhaupt im Skelet, so tritt auch im Schultergürtel bei Amphibien das Knorpel-, bei allen übrigen höheren Vertebraten aber das Knochengewebe in den Vordergrund. Dabei kommt es im Coracoid oft zu Fensterbildungen, die von fibrösen Membranen verschlossen werden (Fig. 40 *a, b, c*) (Saurier).

Das Auftreten eines Schultergürtels bei zahlreichen, fusslosen Reptilien (Scincoiden, Amphisbänen) spricht für das frühere Vorhandensein von Extremitäten. Letztere können sogar in embryonaler Zeit noch auftreten, bilden sich aber dann vollständig zurück (Anguis fragilis).

Vögel.

Hier stellt die Scapula eine dünne, schmale, oft sehr weit nach hinten reichende Knochenlamelle dar, von welcher die kräftigen Coracoide unter scharfer Knickung abgebogen erscheinen (Fig. 35 *S* und *Ca*). Ihr unteres Ende ist in einen Falz am oberen Sternalrand fest eingelassen.

Bei allen Flugvögeln (Carinaten) ist die Clavicula wohl entwickelt und fliesst mit ihrem Gegenstück zur sog. Furcula zusammen. (Ueber ihre Lagebeziehungen zum übrigen Schultergürtel und zum Sternum vergl. Fig. 35 *Fu* (*Cl*).

Unter den Laufvögeln besitzen nur Dromaeus und Casuarius rudimentäre Claviculae.

Säuger.

Unter den Säugethieren erstreckt sich, wie früher schon erwähnt, das Coracoid nur noch bei Monotremen brustwärts bis zum Sternum, bei allen übrigen erfährt es eine starke Rückbildung und wird dann nur zu einem, durch einen besonderen Ossificationspunkt ausgezeichneten Fortsatz der Scapula (Processus coracoideus). So wird hier die Scapula zum alleinigen Träger der Extremität; zugleich erfährt sie eine stärkere Verbreiterung und entwickelt, im Zusammenhang mit der immer mehr sich differenzirenden Extremitäten-Muskulatur auf ihrer Dorsalseite eine kräftige Leiste (Spina scapulae), die lateralwärts in das sogen. Acromion ausläuft.

Mit letzterem verbindet sich das laterale Ende der Clavicula, während das mediale mit dem oberen Rand des Sternums in Gelenkverbindung tritt.

Bei Säugethieren, deren vordere Extremitäten sich einer mannigfaltigen und freien Beweglichkeit erfreuen, gelangt die Clavicula zu besonders starker Entwicklung. Bei andern, wie z. B. bei Carnivoren und Ungulaten, kann sie gänzlich fehlen oder rudimentär sein und in letzterem Fall ändern sich dann auch die Lagebeziehungen zur Scapula.

Beckengürtel.

Fische.

Als die älteste, auf uns gekommene Beckenform haben wir diejenige der **Dipnoër** zu betrachten.

Es handelt sich hier um eine, in der ventralen Mittellinie gelegene Knorpelplatte, an welcher zwei Paare von Fortsätzen zu bemerken sind, ein hinteres und ein vorderes. Am ersteren (Fig. 72 *b*) gelenken die hinteren Extremitäten, während das vordere im Sinne von zwei Processus iliaci zu deuten ist (Fig. 72 *a*). Letztere variiren stark nach Form und

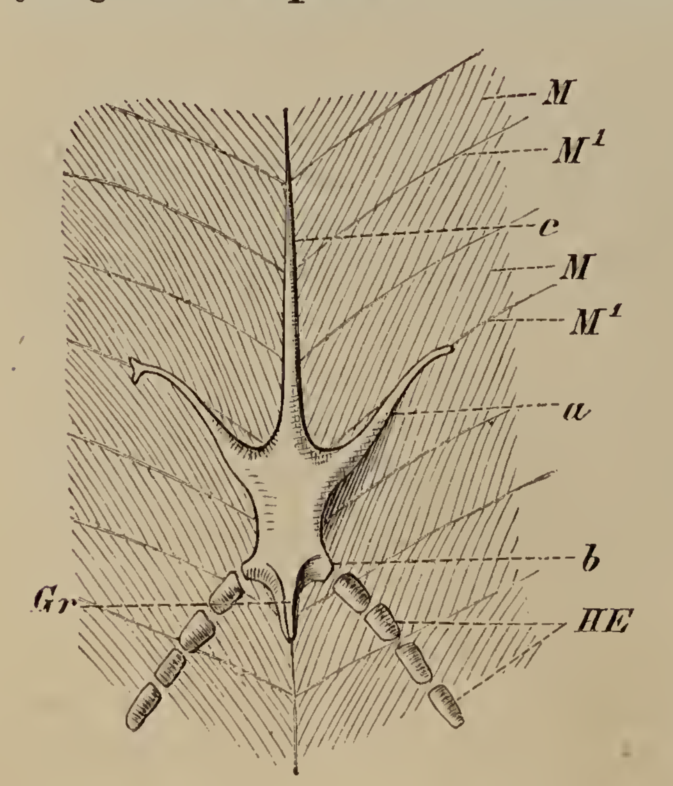


Fig. 72. Becken des Protopterus von der Ventralseite. *a* Processus iliacus, welcher sich an seinem lateralen Ende gabeln kann, *b* Fortsatz zur Verbindung mit der hinteren Extremität *HE*, *Cr* scharfe Muskelleiste, *c* unpaarer Fortsatz, *M*, *M* Myomeren, *M*1, *M*1 Myocommata.

Ausdehnung und können sich, z. B. bei jungen Exemplaren von Protopterus, in einem Myocomma eingebettet, weit lateral- und sogar noch etwas dorsalwärts erstrecken (Fig. 72). Zwischen ihnen erhebt sich von der Mitte des vorderen Plattenrandes ein schlanker, gertenartiger Fortsatz, der sich in der ventralen Mittellinie weit nach vorne erstreckt (Fig. 72 *c*).

Von dem Dipnoërbecken lässt sich dasjenige der **Selachier** leicht ableiten, obgleich letzteres schon als eine rückgebildete Form zu betrachten ist. Auch hier handelt es sich um eine unpaare oder paarige Knorpelplatte, an welcher sich die vom Dipnoërbecken geschilderten Fortsätze, wenn auch oft nur in schwachen Spuren, nachweisen lassen. Bei Chimären tritt eine Pars iliaca ungleich deutlicher hervor.

Unter allen übrigen Fischen ist nur bei Polypterus ein Becken-Rudiment mit Sicherheit nachgewiesen.

Amphibien.

Hier, wie bei allen übrigen, höheren Vertebraten, kann man am Beckengürtel eine mit der Sacralwirbelsäule sich verbindende, dorsale und zwei ventrale Spangen unterscheiden. Erstere ist die uns von den Fischen her schon bekannte Pars iliaca (Darmbein), von den letzteren ist die vordere als Pars pubica (Schambein), die hintere als Pars ischiadica (Sitzbein) zu bezeichnen. Dazu kommt als viertes Element eine zwischen die Pars pubica und die Gelenkpfanne eingeschobene Pars acetabularis (Pfannenknochen). An der Vereinigungsstelle aller Theile liegt die Gelenkpfanne für den Oberschenkel (Acetabulum). So begegnen wir also hier im Wesentlichen derselben Grundform, wie wir sie auch für den Schultergürtel aufstellen konnten (Fig. 69). Gleichwohl aber handelt es sich zwischen beiden, wie dies oben schon ausgeführt wurde, schwerlich um homologe, sondern nur um homodyname Verhältnisse.

Im Becken der **Urodelen** und **Anuren** trifft man ventralwärts jederseits nur eine einzige Platte, welche mit der der anderen Seite unter Bildung einer Symphyse (Fig. 73 *Sy*) zusammenstösst. Sie ist entweder ganz verknöchert oder bleibt, was für die Urodelen

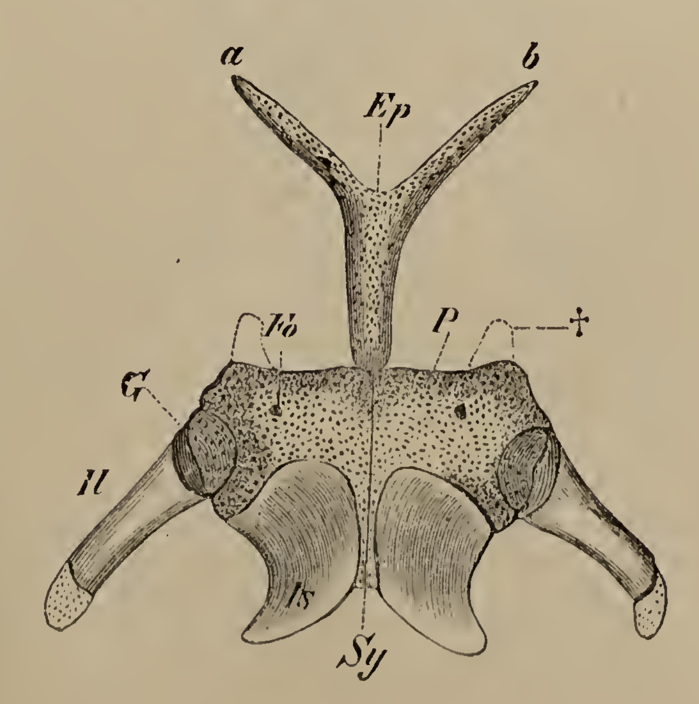


Fig. 73. Becken von Salamandra mac. Ventrale Ansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubis (?) (Pars acetabalaris ?), *Fo* Foramen obturatum, *Sy* Symphysis ischio-pubica, † zwei, bei zahlreichen Urodelen vorkommende Protuberanzen, *Ep* Cartilago epipubis mit ihren zwei gabeligen Enden *(a, b)*, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel.

als Regel gilt, die vordere d. h. kopfwärts gerichtete Partie (Figur 73 *P*) zeitlebens knorpelig. Ob dieser Abschnitt als Pars pubica oder was wahrscheinlicher ist, als Pars acetabularis zu deuten ist, lässt sich bis jetzt nicht mit Sicherheit entscheiden. Die hintere, stets verknöcherte Partie *(Is)* ist zweifellos eine Pars ischiadica. Von der Mitte des vorderen Beckenrandes der Urodelen entspringt ein schlanker Knorpelstab, der sich proximalwärts in zwei Schenkel spaltet (Fig. 73 *Ep, a* und *b*). Er tritt bei Anuren, und zwar in etwas anderer Form, nur noch bei Dactylethra capensis auf und ist der schlanken Knorpelgerte (Fig. 72 *c*) am Dipnoërbecken als homolog zu erachten. Früher als Cartilago ypsiloides oder epipubis bezeichnet, würde er, da sich aus ihm bei höheren Vertebraten später wahrscheinlich die Beutelknochen entwickelt haben, besser Cartilago marsupialis heissen.

In Anpassung an die hüpfende Bewegungsweise der Anuren trifft man hier die Pars iliaca jederseits zu einem langen Stab ausgezogen (Fig. 74 *Il*) und die bei Urodelen horizontal, d. h. in der Ebene der Bauchdecken liegenden, ventralen Plattenhälften erschei-

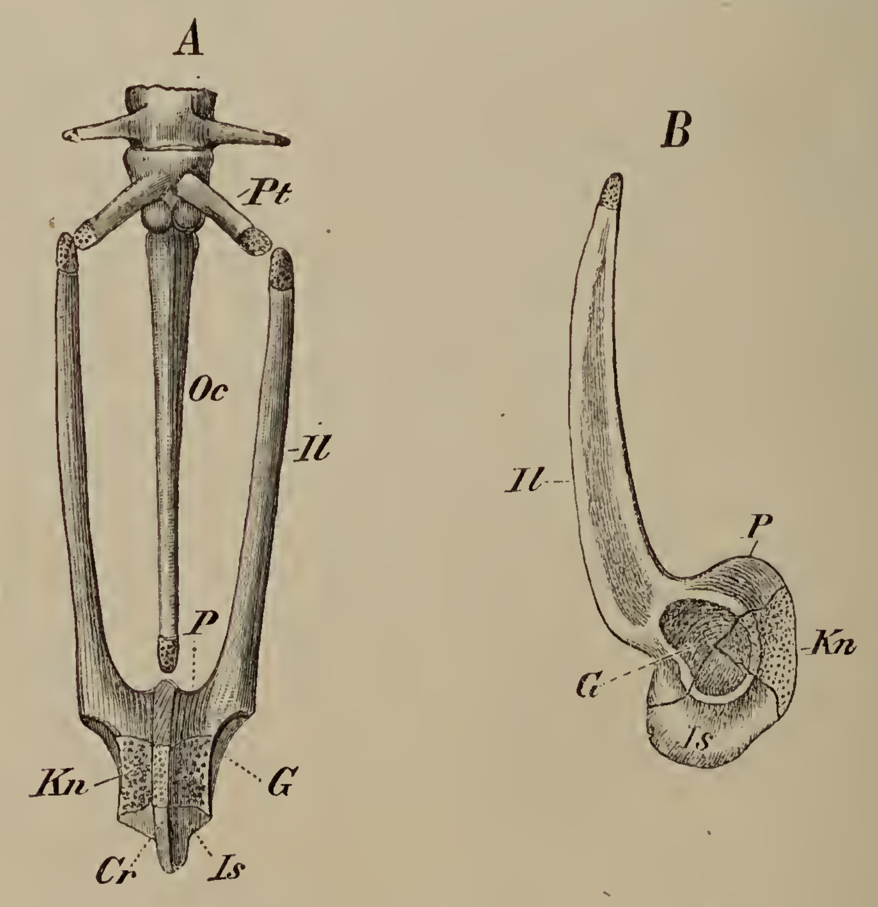


Fig. 74 und 75. Beckengürtel von Rana esculenta. *A* von der Ventralseite, *B* im Profil. *Il* Ileum, *Is* Ischium durch die knorpelige Pars acetabularis *(Kn)* vom Pubicum *(P)* getrennt, *Cr* in der ventralen Mittellinie vorspringende Crista ischiopubica, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel, *Oc* Os coccygis, *Pt* Processus transversus des Sacralwirbels.

nen in der Sagitalebene der Art zusammengeklappt, dass ein ventralwärts weit ausspringender Kiel resultirt (Fig. 74 und 75). Der Knorpel *Kn* entspricht hier unverkennbar einer Pars acetabularis.

Reptilien und Vögel.

Hier sind die stets wohl verknöcherten Beckenabschnitte scharf differenzirt und indem die Schambeine meistens steil nach vorne und medianwärts gerichtet sind, existirt zwischen ihnen und dem Sitzbein eine grosse Oeffnung (Foramen cordiforme), welche bei **Echsen, Crocodiliern** und **Seeschildkröten** durch einen knorpelig-häutigen Strang in zwei Hälften zerlegt wird (Fig. 76 *Kn*, *Kn*[1], *B*). Bei **Land-** und **Süsswasserschildkröten**, wo die medialen Enden der Scham- und Sitzbeine, an der Stelle des soeben von den Sauriern geschilderten Stranges, also in der ventralen Mittellinie, von vorne und hinten her in gegenseitige Verbindung treten, wird das betr. Loch (Foramen obturatum) rings von Knochen umgeben.

Bei **Crocodiliern** begegnen wir zum

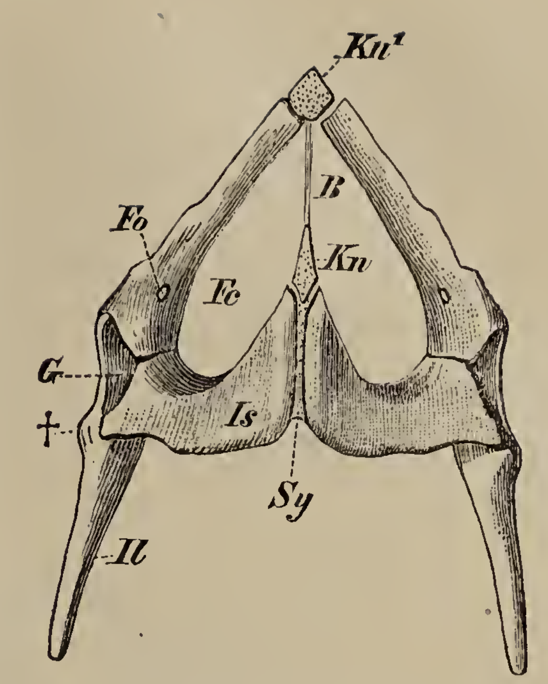
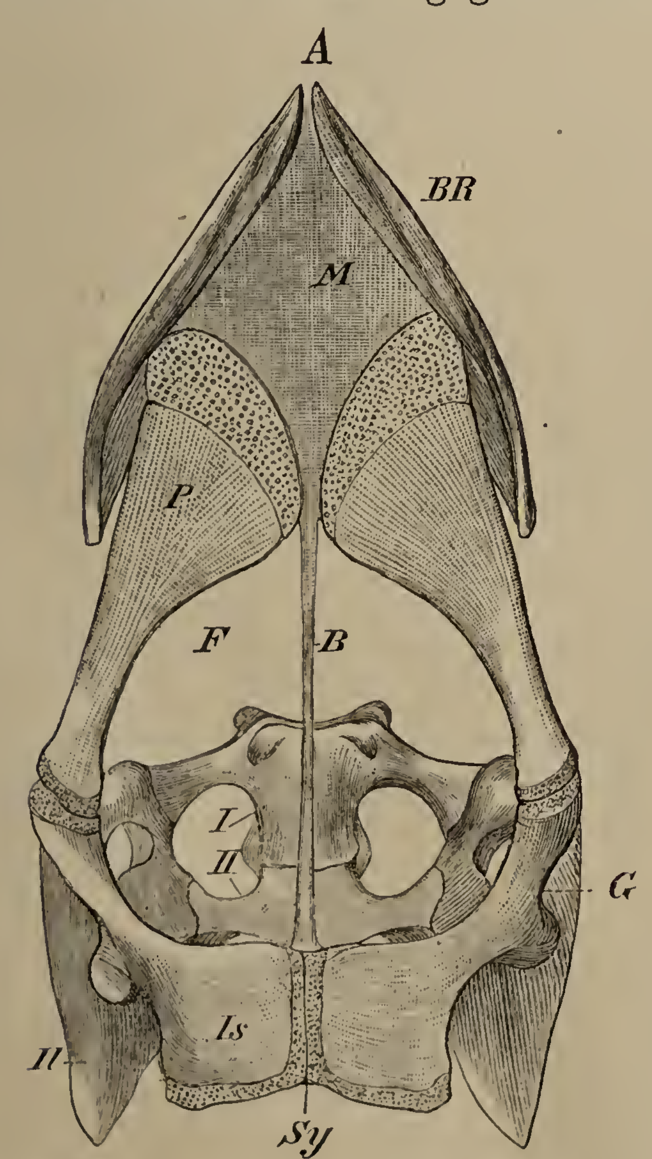


Fig. 76. Becken von Lacerta muralis, Ventralansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *Fo* Foramen obturatum im Os pubis, *Kn*, *Kn*[1] Knorpelstücke, welche einerseits der Symphysis ossis ischii, andrerseits der Symphysis ossis pubis aufsitzen, *B* fibröser Verbindungsstrang zwischen beiden, *Fc* Foramen cordiforme, † Tuberculum ossis ilei, *G* Gelenkpfanne.



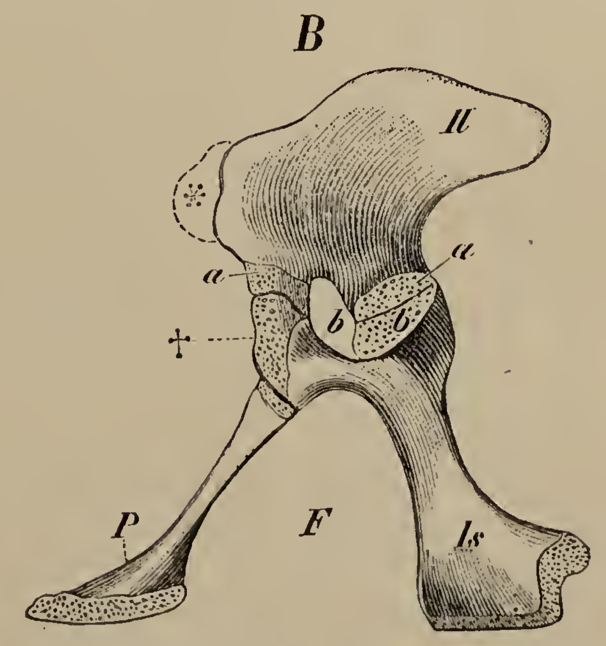


Fig. 77. Becken von einem jungen Alligator lucius. *A* ventrale, *B* seitliche Ansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, *Sy* Symphysis ossis ischii, *F* Foramen cordiforme ╋ obturatum, *B* fibröses Band zwischen Symphysis pubis und ischii, † Knorpelapophyse des ventralen, acetabularen Fortsatzes des Ischium, welche sich zwischen den Fortsatz *a* des Ileum und des Pubicums einschiebt, *b* Loch in der Hüftgelenkspfanne, nach

rückwärts von den beiden zusammenstossenden Fortsätzen *a* und *b* des Ileums und Ischiums begrenzt, * Andeutung des bei Dinosauriern und Vögeln nach vorne auswachsenden Ileums, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel, *I*, *II* erster und zweiter Sacralwirbel, *M* fibröse Membran zwischen den Vorderenden der beiden Schambeine und dem letzten Bauchrippenpaar *(BR)*.

erstenmal einer bedeutenden Flächenvergrösserung des Darmbeines (Fig. 77 *B, Il*) und es lässt sich daran ein längerer hinterer und ein kürzerer vorderer Fortsatz unterscheiden. Letzterer (Fig. 77 *B*, *) zeigt sich bei Dinosauriern (Fig. 78 *) schon bedeutend stärker entwickelt und leitet schliesslich zu dem Becken der **Vögel** hinüber.

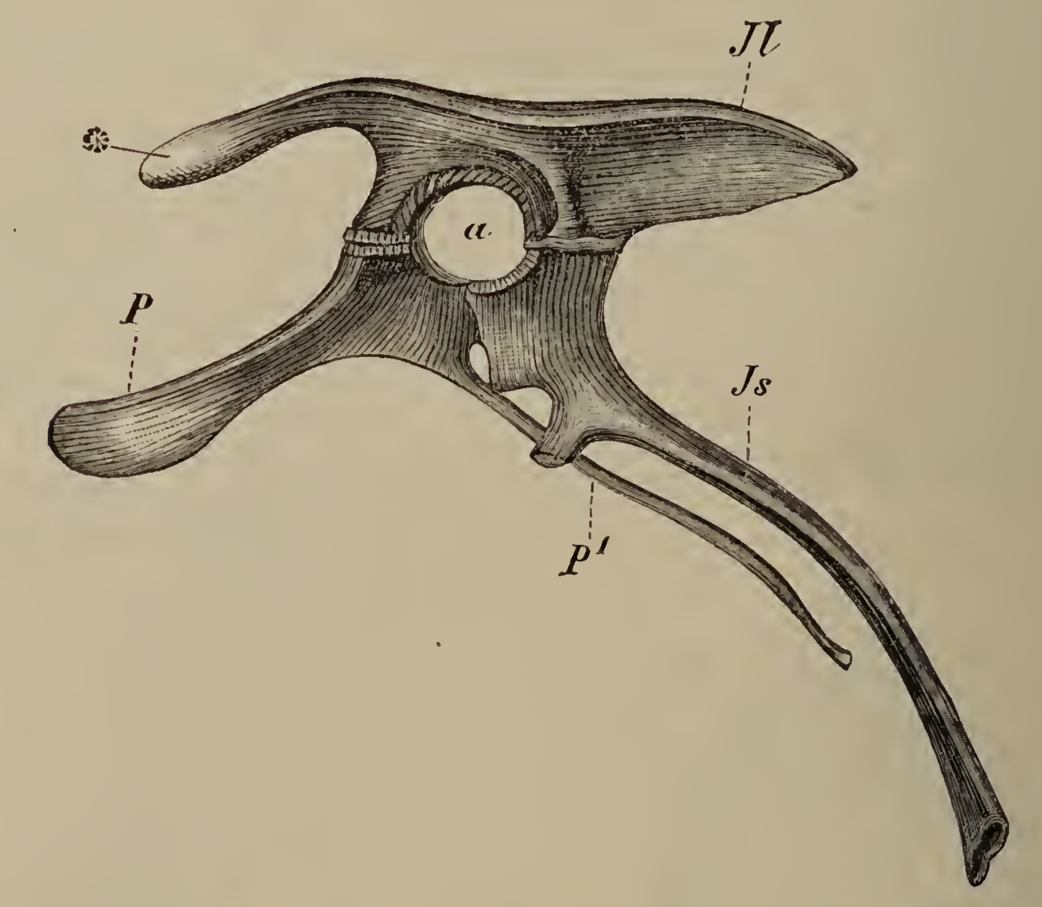


Fig. 78. Becken des Iguanodon Bernissartensis. Nach Dollo. * Praeacetabularer —, *Il* postacetabularer Fortsatz des Ileums, *a* Acetabulum (durchbrochen), *P* Pars acetabularis (Os acetabuli), P^1 Os pubis, *Is* Os ischii.

Hier (Fig. 79) prävalirt sogar der praeacetabulare Abschnitt des Darmbeines weit über den postacetabularen (vergl. die Wirbelsäule). Durch die knorpelige Pars acetabularis wird das Schambein von der Begrenzung der Hüftgelenkspfanne ausgeschlossen (Fig. 77 *B*, †, *P*) und letztere selbst ist durchbrochen (Fig. 77 *B, b* und Fig. 78 und 79 *a*).

Was das Dinosaurier- und Vogelbecken aber scharf von demjenigen der Reptilien scheidet, das ist die Lage des Schambeines (Fig. 78, 79 P^1). Dasselbe ist nemlich dort in Form eines schlanken Knochenstabes direkt nach hinten gerichtet und läuft dem weit rückwärts ausspringenden Sitzbein ganz parallel oder geht mit letzterem sogar Verwachsungen ein (Flugvögel). Sehr schwer zu erklären ist ein am Dinosaurierbecken auftretender, vom

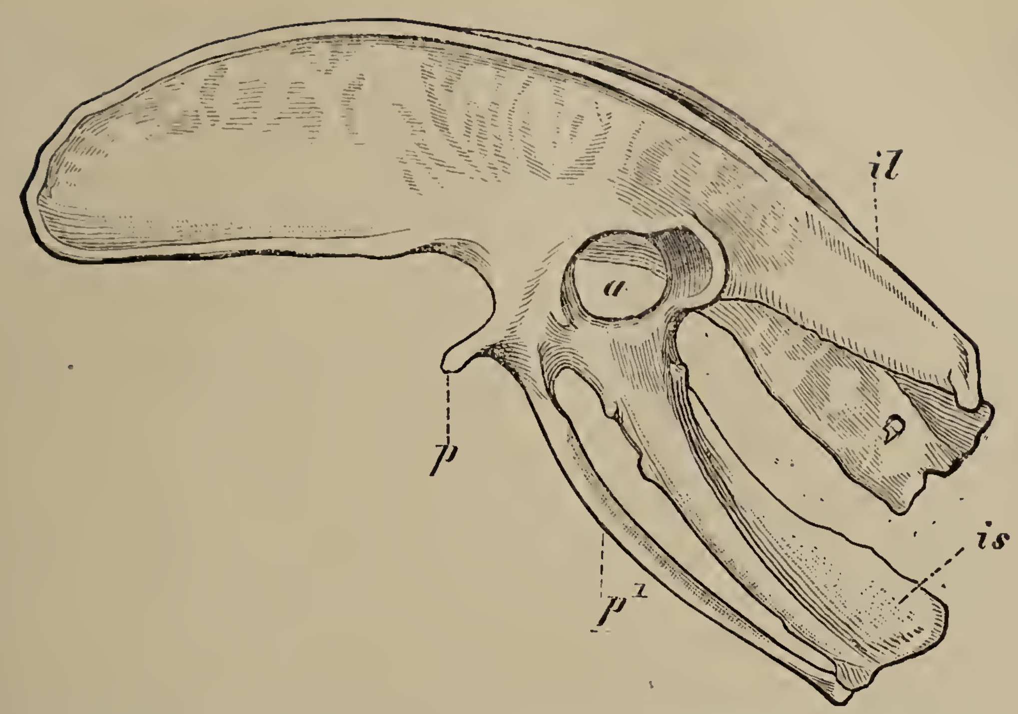


Fig. 79. Becken von Apteryx australis, seitliche Ansicht, nach Marsh. *il* Ileum, *is* Ischium, *p* Pubicum, *p*¹ Postpubicum, *a* Acetabulum.

vorderen (unteren) Pfannenrand entspringender starker Knochen, der auf der Fig. 78 mit *P* bezeichnet ist. Man könnte geneigt sein, ihn als Vorläufer der Beutelknochen der Marsupialier aufzufassen, richtiger aber vielleicht betrachtet man ihn als eine stark ausgewachsene Pars acetabularis des Beckens. Spuren davon finden sich auch noch bei Vögeln (Fig. 79 *p*).

Während sämmtliche Beckenknochen bei Vögeln in der Regel mit einander verschmelzen, bleiben sie bei Reptilien und Dinosauriern getrennt.

Säuger. Hier bleiben die vier Beckenstücke lange Zeit durch Knorpelzonen getrennt, später aber fliessen sie doch zu einer Masse zusammen. Der Winkel, welchen die Axe des Darm- und Kreuzbeines mit einander erzeugen, wird von den Monotremen aus durch die Reihe der Säugethiere hindurch bis zu den Nagern immer spitzer.

Der ursprüngliche Typus einer Sitz- und Schambein-Symphyse findet sich noch bei Beutelthieren, vielen Nagern, Insektenfressern und Hufthieren. Bei manchen Insektenfressern, bei Carnivoren, noch ausgeprägter aber bei den höchsten Formen, den Primaten, kommt es mehr und mehr nur zu einer Verbindung der beiden Schambeine (Symphysis pubis). Nirgends herrscht eine grössere Mannigfaltigkeit in der Formation des Beckengürtels als bei Insektenfressern.

Bei Monotremen, Halbaffen und Fledermäusen findet sich keine Pars acetabularis, wohl aber bei zahlreichen Vertretern sämmtlicher, übrigen Hauptgruppen der Säuger. Relativ am stärksten ist sie bei Talpa, wo sie sowohl das Schambein als das Darmbein von der Pfanne ausschliesst. Das Sitzbein wird nie ausgeschlossen. Bei älteren Individuen kann sie mit jedem der drei andern Beckenknochen ver-

schmelzen, so z. B. beim Menschen und den Beutelthieren mit dem Schambein. Bei allen Pinnipedia betheiligen sich sämmtliche vier Beckenstücke am Aufbau des Acetabulums.

Stets wird das Os acetabuli viel später, als die übrigen Beckenelemente angelegt und verknöchert auch viel später.

Bei Schnabel- und Beutelthieren beiderlei Geschlechts erheben sich vom vorderen Rande des Schambeines, rechts und links von der Mittellinie, zwei starke Knochen, die in gerader oder schiefer Richtung nach vorne ragen und Beutelknochen (Ossa marsupialia) genannt werden. Sie entziehen sich vorderhand jeder sicheren morphologischen Beurtheilung, und wenn es sich bestätigen sollte, dass die oben erwähnten Knochen, welche bei Dinosauriern dem vorderen Beckenrande aufsitzen, einer stark ausgewachsenen Pars acetabularis entsprechen, so könnten sie nicht mit den Beutelknochen der Säuger homologisirt werden, da letztere — und ich habe dabei die Marsupialier im Auge — die Ossa acetabuli zugleich neben den Ossa marsupialia besitzen können. So bleibt nichts übrig als an die Cartilago marsupialis der Dipnoër und Amphibien zu denken, da beide dieselben Beziehungen zu dem Musculus pyramidalis besitzen (vergl. das Muskelsystem).

Ehe wir den Beckengürtel verlassen, sei noch darauf hingewiesen, dass derselbe so wenig als der Schultergürtel an ein bestimmtes Körpersegment gebunden ist, sondern dass beide den mannigfachsten Wanderungen und Verschiebungen (auf phylo- und ontogenetischem Wege) unterworfen sind.

Freie Gliedmassen.

Fische.

Bei **Dipnoërn** — und es kommt dabei in erster Linie Ceratodus in Betracht — handelt es sich bei der Brust- wie an der Bauchflosse um einen axialen Knorpelstrang, der aus einer grossen Anzahl kleiner, kettenartig an einander gefügter Knorpelchen besteht.

Auf beiden Seiten dieser Kette sitzen in dorsaler und ventraler Anordnung zahlreiche, kleine Knorpelstäbchen, welche gegen das freie Flossenende zu beharrlich an Grösse abnehmen. Sie werden nach der Peripherie hin durch feine Hornfäden (Fig. 80 *FS*) fortgesetzt und indem letztere wieder durch fibröses Gewebe, sowie durch die äussere Haut überzogen werden, resultirt daraus hinten wie vorne eine ganz gleich gestaltete, breite, paddelförmige Flossenform, an der man bei natürlicher Lage eine laterale und mediale Fläche unterscheiden kann. Die dorsale Radienreihe ist die reicher gegliederte, d. h. sie besitzt ungleich mehr Radien als

die ventrale, welche bereits in regressiver Metamorphose begriffen ist. Daraus folgt, dass der biseriale Flossen-Typus schon bei Ceratodus modificirt erscheint, ein Verhalten, das bei **Selachiern** zu immer stärkerem Ausdruck gelangt, bis schliesslich nur noch eine einzige Serie (Fig. 82 *Ra*) von Radien erhalten ist. Diese entspricht der dorsalen Serie von Ceratodus, ist aber, da man hier (in Folge einer von innen nach aussen erfolgten Drehung der Flosse) eine dorsale und ventrale Flossenfläche unterscheiden muss, als laterale Serie zu bezeichnen [1]). Sie zeigt eine ausserordentlich reiche Gliederung in mosaikartig angeordnete, durch straffes Bindegewebe zusammengehaltene Knorpelstückchen. Diese werden von der äusseren, chagrinartigen Haut überlagert und nach der Peripherie hin von einer grossen Anzahl von Hornfäden (Fig. 82 *FS*) fortgesetzt, so dass die ganze Flosse eine starke Vergrösserung erfährt. Proximalwärts von den kleinen Knorpelradien liegen drei grössere Knorpelplatten, die man als Basalstücke oder als Pro-, Meso-, und Metapterygoid bezeichnet (Figur 82 *Pr, Ms, Mt*). Sie verbinden sich mit dem Schultergürtel (*BS*) und eines davon, nemlich das Metapterygium (*Mt*) stellt mit den in seiner Axenverlängerung gelegenen distalen Knorpelstückchen *(a, b)* den Hauptstrahl (Basipterygium) dar. Dieser fungirt als Träger sämmtlicher übriger Knorpelstrahlen und ist somit dem Axenstrang der Ceratodusflosse als homolog zu erachten.

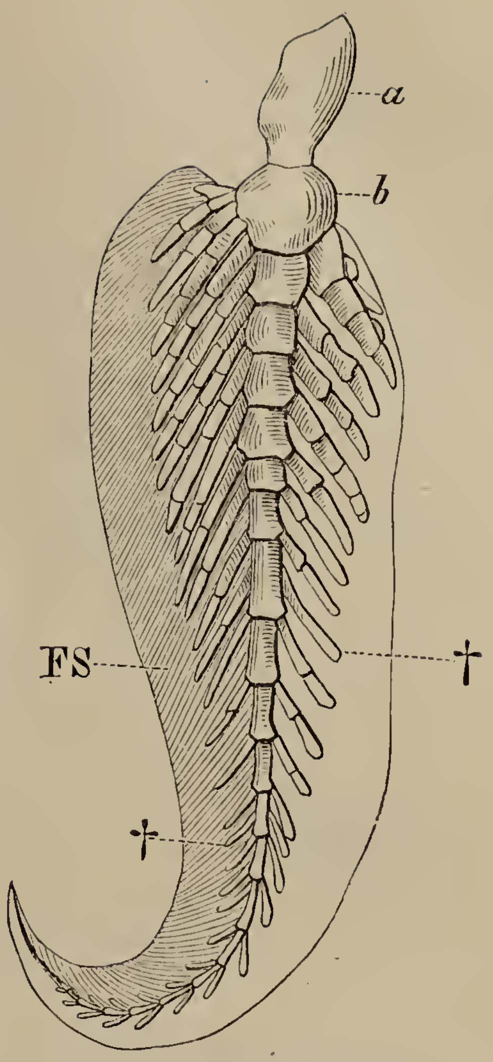


Fig. 80. **Brustflosse** von Ceratodus Forsteri. *a, b* Die zwei ersten Gliedstücke des axialen Hauptstrahles, †† Nebenstrahlen, *FS* Hornfäden, welche nur auf einer Seite erhalten sind.

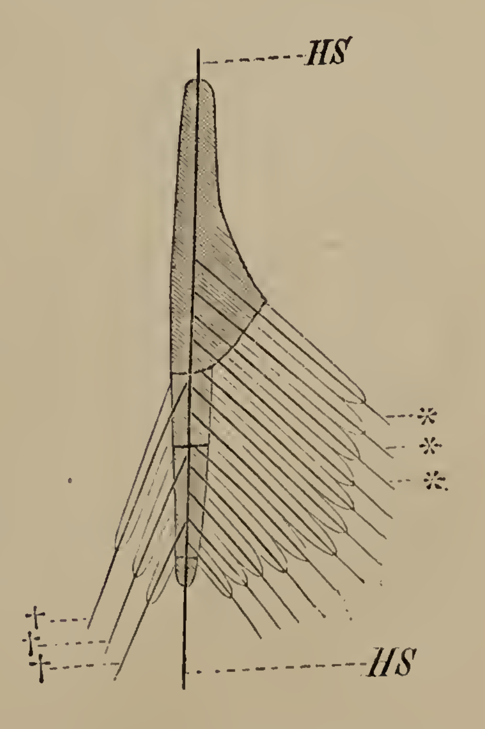


Fig. 81. Schema des überwiegend uniserialen Typus der vorderen Extremität der Selachier. *HS* die durch den Hauptstrahl laufende Axe, *** zahlreiche Nebenstrahlen der einen, ††† spärliche Nebenstrahlen der andern Reihe.

1) Wie stark das Flossenskelet der übrigen Dipnoër (Protopterus und Lepidosiren) rückgebildet ist, d. h. wie hier die Seitenstrahlen fast gänzlich geschwunden sind,

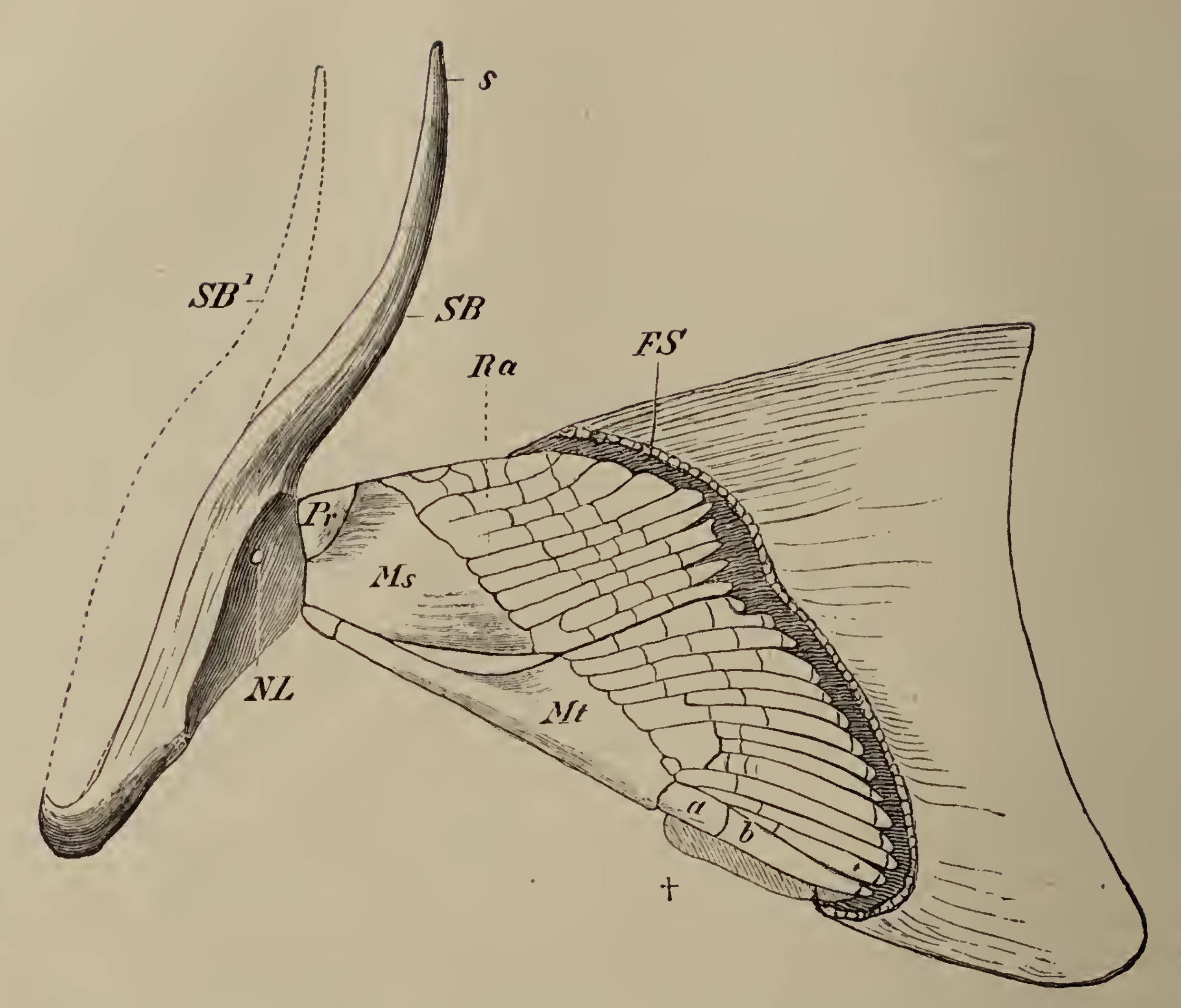


Fig. 82. Schultergürtel und Brustflosse von Heptanchus. *SB*, *SB*¹ Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt, *Pr*, *Ms*, *Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das Pro-, Meso- und Metapterygoid, *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *a*, *b* in der Axe des Metapterygoids liegender Hauptstrahl der Flosse, † jenseits des letzteren liegender Strahl (Andeutung eines biserialen Typus), *FS* durchschnittene Hornfäden.

Die soeben gegebene Schilderung gilt nur für die Brustflosse der Selachier, doch lässt sich auch die Bauchflosse von demselben Gesichtspunkt aus auffassen; sie bleibt jedoch auf niedrigerer Entwicklungsstufe stehen, was sich vor allem in einer Beschränkung der Zahl ihrer Basalglieder ausspricht. So kommt z. B. ein Mesopterygium nie mehr zur Entwicklung und auch das Propterygium ist mehr oder weniger rudimentär. Das Metapterygoid spielt also auch hier die Hauptrolle. Ein mit letzterem in Verbindung stehender Knorpel-Apparat fungirt bei Männchen als Copulationsorgan. (Vergl. das Urogenitalsystem.)

Bei **Ganoiden** und noch mehr bei **Teleostiern** erfährt das seiner Hauptanlage nach von den Selachiern her vererbte Flossenskelet eine bedeutende Rückbildung, und es lässt sich in Folge des Auftretens knöcherner Elemente ein primäres und secundäres Skelet unterscheiden.

---

zeigt ein Blick auf die Figur 52. Die ganze Extremität stellt hier nur einen langen gegliederten Knorpelfaden dar, welcher zur Locomotion in keiner Beziehung mehr steht.

Allgemeine Betrachtungen über die Gliedmassen der höheren Wirbelthiere.

So leicht sich auch das Flossenskelet sämmtlicher Hauptgruppen der Fische auf einen Grundtypus zurückführen lässt, so schwierig erscheint von hier aus die Anknüpfung an die Extremitäten der Amphibien. Zwischen beiden scheint eine tiefe, auf die verschiedenen Lebensbedingungen zurückzuführende Kluft zu existiren und es wird sich um die Beantwortung der Frage handeln: wie ist aus der nur für das Wasser eingerichteten Flosse die Gliedmasse eines luftathmenden, für die Bewegung auf dem Lande berechneten Wirbelthieres entstanden?

Zur Beantwortung dieser Frage existiren gar keine paläontologischen Anhaltspunkte, d. h. keine Zwischenglieder, und wir müssen uns deshalb nach anderen Erklärungen umsehen und den Weg der Hypothese betreten. Zunächst haben wir davon auszugehen, dass aus dem einarmigen Hebel, wie er in der Flosse vorliegt und wie er für die Fortbewegung des Körpers in einem flüssigen Medium vollkommen ausreicht, in dem Moment ein mehrarmiges Hebelsystem werden musste, wo das betreffende Ur-Amphibium ein terrestrisches Leben zu führen begann.

Mit andern Worten: als es sich nicht mehr darum handelte, den Körper nur einfach vorwärts zu schieben, sondern ihn zugleich von seiner Unterlage zu erheben, müssen sich die in der Flosse noch starr mit einander verbundenen Skelettheile allmälig von einander gelöst, winklig zu einander (Knie, Ellbogen) gestellt haben und in proximo-distaler Richtung in gegenseitige Gelenkverbindung getreten sein. Zugleich musste die Extremität aus einer horizontal abstehenden Lage allmälig in eine solche übergehen, dass der Winkel, welchen sie mit der Medianebene des Rumpfes erzeugte, ein immer kleinerer wurde, bis schliesslich beim Säugethier die Längsaxe der in Ruhestellung befindlichen Extremitäten parallel ging mit der Medianebene des Körpers. Bei höheren Typen übernimmt dieses Geschäft vornehmlich die hintere, oder, wie man beim Menschen sagen kann, die untere Extremität, während die vordere den mannigfaltigsten Anpassungen und Modificationen unterliegt; sie wird zu einem Tast-, Greif-, Flieg- oder, wie bei wasserlebenden Säugern, wohl auch wieder zu einem Ruderorgan.

So lässt sich, wie dies für die Fische möglich war, auch für alle über ihnen stehende Vertebraten ein einheitlicher Grundtypus des Gliedmassenskeletes nachweisen, ja noch mehr: der oben geschilderte, in einem Haupt- und in Nebenstrahlen sich aussprechende Bauplan der Ceratodus- und Selachierflosse ist auch bei Amphibien und Amnioten nachweisbar. Ein Blick auf die Figuren 83 und 84 bestätigt dies. Wir sehen dort eine von *H* ausgehende, dicke Linie *HS* durch *F* und weiter durch *i, c, c,* 2 nach

Fig. 83.

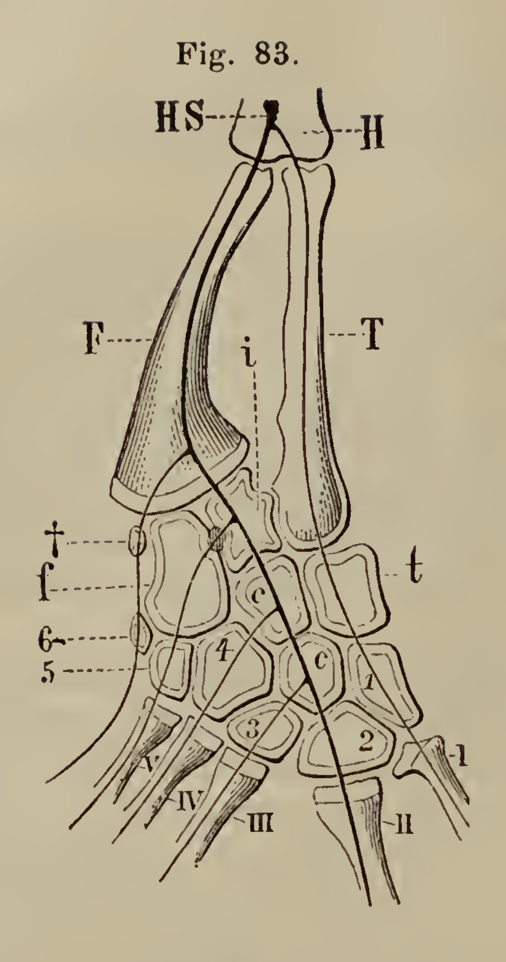


Fig. 84.

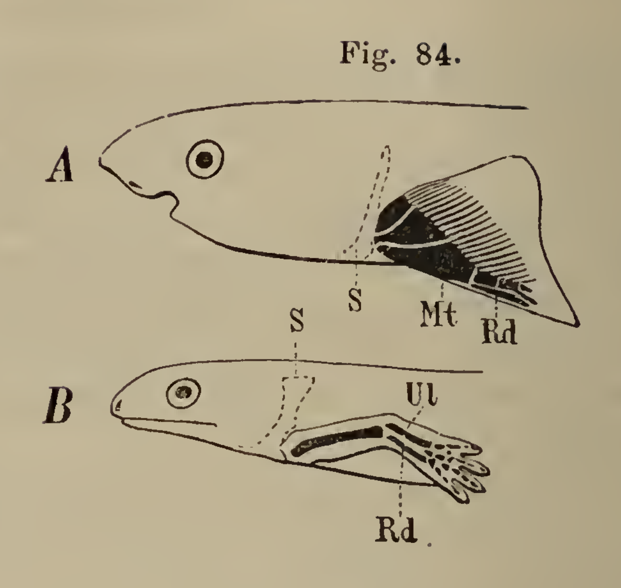


Fig. 85.

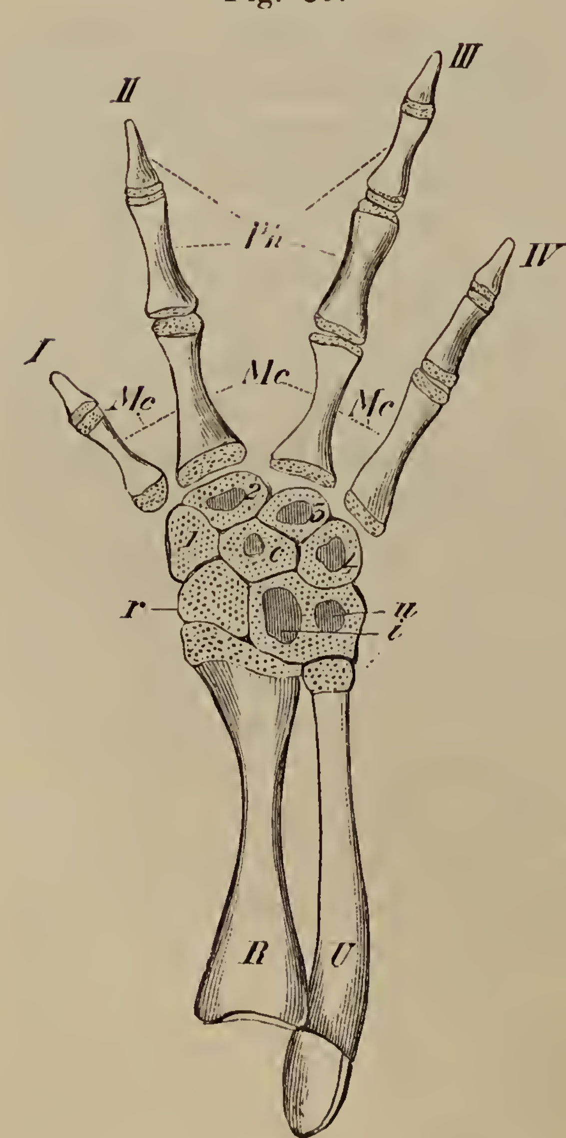


Fig. 83. Hintere Extremität von Ranodon sibiricus. *H* Humerus, *HS* Hauptstrahl, *F* Fibula, *T* Tibia, *i* Intermedium, *t* Tibiale, *f* Fibulare, *c c* die zwei Centralia, 1—6 Tarsalia im engeren Sinne, † Spur eines sechsten Strahles innerhalb der proximalen Handwurzelreihe, *I—V* die fünf Metatarsen.

Fig. 84. Schematische Darstellung der Lagebeziehungen der freien Extremität zum Rumpf bei Fischen (*A*) und den höheren Wirbelthieren (*B*). *S* Schultergürtel, *Mt* Metapterygoid, welches dem ulnaren Hauptstrahl (*Ul*) entspricht, *Rd* radialer Nebenstrahl.

Fig. 85. Vorderarm, Carpus und Hand von Salamandra mac. Rechte Seite von oben gesehen. *R* Radius, *U* Ulna, *r* Radiale, *u i* Intermedio-ulnare, *c* Centrale, 1—4 erstes bis viertes Carpale, *Mc Mc* Metacarpus, *Ph* Phalangen, *II—V* erster bis vierter Finger.

II ziehen. Dies ist der Hauptstrahl, von welchem sich hoch oben schon (bei *H*) ein zweiter, ein Nebenstrahl, abgliedert, welcher sich durch *T*, *t*, 1 nach I wendet. Eine zweite Serie von Nebenstrahlen geht von der andern Seite des Hauptstrahles ab. So hätten wir also auch hier wieder die biseriale Urform mit star-

kem Ueberwiegen der einen Radienreihe. Gleichwohl muss man wohl im Auge behalten, dass die radiäre Anordnung zu einer Stammreihe, d. h. zu einem Hauptstrahl, in früheren Embryonalstadien weniger deutlich hervortritt, als in späteren und so kann man eher von ähnlichen als von streng homologen Verhältnissen reden.

Was nun die Form und Lage der einzelnen Stücke anbelangt, so haben wir an den vorderen wie an den hinteren Extremitäten ganz homologe Verhältnisse. Stets handelt es sich um eine Gliederung in vier Hauptabschnitte, die man einerseits als Oberarm, Vorderarm (Antibrachium), Handwurzel (Carpus) und Hand (Manus), andrerseits als Oberschenkel (Femur), Unterschenkel (Crus), Fusswurzel (Tarsus) und Fuss (Pes) bezeichnet. Während der dem Metapterygoid entsprechende Oberarm oder Oberschenkelknochen stets unpar ist, treten im Vorderarm wie im Unterschenkel zwei Knochen auf. Die ersteren heissen Radius und Ulna, die letzteren Tibia und Fibula. Auch die Hand und der Fuss zerfallen in zwei Abschnitte, in die Mittelhand und den Mittelfuss (Metacarpus, Metatarsus), sowie in die aus den sogen. Phalangen bestehenden Finger und Zehen (Digiti).

Die beiden oberen (proximalen), sowie der unterste (distale) Abschnitt bestehen aus mehr oder weniger langen, cylindrischen Knochen, die wegen ihres durch die ganze Reihe hindurch principiell gleichartigen Verhaltens weniger Interesse bieten, als das stark variirende Hand- und Fusswurzelskelet. Gleichwohl ist auch für letzteres ein Grundtypus festzustellen und zwar folgender. Es handelt sich stets um einen, aus kleinen Stückchen bestehenden Knorpel- oder Knochencomplex. Um ein Os centrale, das auch doppelt vorhanden sein kann, liegt ein Kranz von weiteren Stücken, unter welchen man drei proximale und eine wechselnde Anzahl (4—6) distale unterscheiden kann. Erstere werden wegen ihrer Lagebeziehungen zu den Knochen des Vorderarmes resp. Unterschenkels als Radiale (Tibiale) Ulnare (Fibulare) und als Intermedium; letztere als Carpalia resp. Tarsalia *I*—*VI* (sensu strictiori) unterschieden. Dabei wird von der radialen, beziehungsweise von der tibialen Seite aus gezählt (Fig. 83 und 85).

Amphibien.

Während die Hinter- und Vorderextremitäten der **Urodelen** mehr oder weniger nach dem soeben beschriebenen Grundtypus gebaut sind (Fig. 83, 85)[1]), kommt es bei **Anuren** zur Verschmelzung von Radius und Ulna und im Carpus zum Ausfall des Inter-

1) Dies schliesst nicht aus, dass, wie dies auch für die Anuren gilt, zwischen den einzelnen Carpal- und Tarsalstücken zahlreiche, secundäre Verschmelzungen vorkommen können. Die Vorderextremität besitzt in der Regel nur 4 Finger, doch deutet Manches darauf hin, dass auch sie so gut, wie die hintere, einst fünf besass. Die Phalangenzahl variirt.

mediums. Auch in der proximalen Reihe des Tarsus trifft man nur zwei, häufig durch einen gemeinsamen Knorpelüberzug vereinigte Knochen von cylindrischer Form. Der eine entspricht einem Tibiale plus Intermedium und wird als Astragalus bezeichnet, der andere ist ein Fibulare und heisst Calcaneus (Fig. 86 *Aa, Ca*).

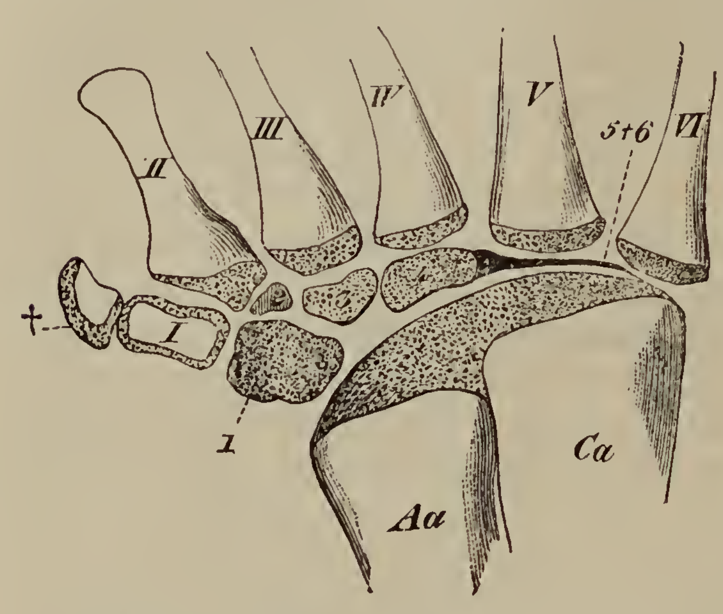


Fig. 86. Tarsus von Discoglossus pictus, rechte Seite von oben. *Aa* Astragalus, *Ca* Calcaneus, 1—4 die vier tibialwärts gelagerten, discreten (knorpeligen) Tarsalia, 5 + 6 viertes und fünftes, auf ein fibröses Band reducirtes Tarsale, *I—VI* erster bis sechster Metatarsus, † erste, einzige Phalange des ersten (sechsten) Fingers.

In der distalen Reihe finden sich in der Regel noch vier discrete Stücke; ein fünftes und ein sechstes sind meistens nur in Rudimenten vorhanden.

Spuren einer sechsten, tibialwärts am Tarsus gelegenen Zehe sind allgemein vorhanden.

Die Metatarsalknochen sowie die Phalangen, zwischen welchen sich die Schwimmhaut ausspannt, erscheinen bei Anuren sehr lang und schlank ausgezogen. Auch der Oberschenkel-, sowie die zu einem Stück verwachsenen Unterschenkelknochen sind ausserordentlich lang und deuten auf eine hüpfende Bewegungsweise hin.

Der Verknöcherungsprocess ist im Extremitätenskelet der Anuren durchweg ein stärkerer als bei Urodelen, wo sich noch sehr viel knorpelige Elemente finden.

Reptilien.

Schildkröten und **Saurier** schliessen sich in ihrem Carpusbau direkt an die Urodelen an und auch hier weisen gewisse Spuren auf den früheren Besitz von sechs Fingern zurück. Tibia und Fibula bleiben stets getrennt.

Bei **Crocodiliern**, wo jede Spur eines Intermediums fehlt, finden sich in der proximalen Carpalreihe zwei sanduhrförmige Knochen, wovon der eine, grössere, als Radiale, der andere, kleinere, als Ulnare zu deuten ist. Seitlich von diesem existiren auch hier die Spuren eines sechsten Fingers. Das Centrale ist wie bei Anuren und Säugern an den radialen Rand gerückt. Die distale Reihe der Carpalia tritt gegen die proximale stark in den Hintergrund.

Bei den fossilen Flugechsen (Pterodactylus, Rhamphorhynchus) (vergl. Fig. 30) wuchs der fünfte (ulnare) Finger in einen

sehr langen und starken, gegliederten Stab aus, der die Flughaut ausgespannt hielt.

Der Tarsus erfährt bei allen Reptilien, zumal in seinem proximalen Abschnitt, eine überaus starke Reduction und leitet allmälig zum Vogeltypus hinüber.

So fliessen bei Schildkröten und Sauriern alle Stücke der proximalen Reihe zu einer Knochenmasse zusammen, welche einem Tibiale, Intermedium, Fibulare und Centrale entspricht. Die Spur eines sechsten Strahles ist auch hier nachzuweisen.

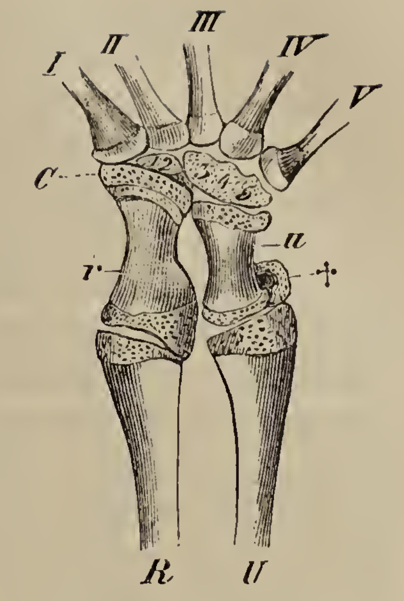


Fig. 87. Carpus von Alligator luc. (jung. Thier), rechte Seite von oben. *R*, *U* Radius, Ulna, *r* Radiale, *u* Ulnare, *C* Centrale, 1—5 die fünf noch nicht ossificirten Carpalia, wovon 1 und 2, sowie 3, 4 und 5 je zu einem Stück zusammengeflossen sind, † Sesambein, *I*—*V* die fünf Metacarpen.

In der zweiten Reihe legen sich fünf discrete Tarsalia an, die aber theils unter sich (Schildkröten), theils mit den zugehörigen Metatarsen verwachsen können (Saurier), so dass sich der Fuss immer mehr im Intertarsalgelenk bewegt (vogelähnliches Verhalten).

Bei Crocodiliern liegen in der proximalen Tarsalreihe zwei Knochen, wovon der eine einem Tibiale, Intermedium und Centrale, der andere einem Fibulare entspricht. Ersterer wird als Astragalus, letzterer, an welchem sich hier zum erstenmal in der Thierreihe ein Fersenhöcker entwickelt, als Calcaneus bezeichnet. In der distalen Reihe legen sich ursprünglich vier kleine Knorpel an, die aber später theilweise eine Reduction erfahren.

Vögel.

Während das Handskelet des Archaeopteryx noch manche Anklänge an das der Reptilien zeigt, ist dasjenige der heutigen Vögel, in Anpassung an das Fluggeschäft, bedeutend modificirt, beziehungsweise rückgebildet. Von den beim Foetus sich anlegenden fünf Carpalia fliessen die drei distalen mit den drei Metacarpen (Fig. 88 *Mc*, *Mc*) zusammen, während die zwei proximalen als Radiale und Ulnare getrennt bleiben. Die Metacarpen selbst vereinigen sich theilweise unter einander und tragen an ihrem freien Ende nur eine sehr beschränkte Zahl von Phalangen. Fingerkrallen finden sich nur ausnahmsweise, so z. B. bei Apteryx, Rhea, Struthio, Megapodius etc.

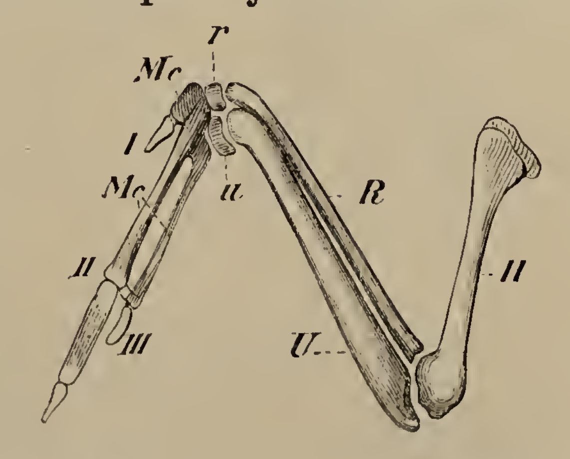


Fig. 88. Vorderextremität der Amsel. *H* Humerus. *R* Radius, *U* Ulna, *r* Radiale, *u* Ulnare, *Mc*, *Mc* die drei Metacarpen, mit welchen die distale Carpalreihe bereits verschmolzen ist, *I*—*III* die drei Finger.

In schroffem Gegensatz zu dem so stark reducirten Handskelet stehen die mächtig entwickelten, lufthohlen Knochen des Ober- und Unterarms, welch' letzterer als Hauptbewegungsorgan bei sämmtlichen Flugvögeln die hintere Extremität weit in Schatten stellt. (Fig. 88 *H, R, U*).

Der Tarsus der Vögel besteht beim Foetus aus drei Stücken, zwei proximalen und einem distalen. Die ersteren (Ulnare und Radiale) verwachsen später mit dem distalen Ende der Tibia, letzteres, welches dem Tarsale *I—V* entspricht, wird in die Basen der Metatarsen einbezogen. So besitzt also der Fuss des erwachsenen Vogels gar keine discreten Tarsuselemente mehr, gleichwohl aber kann man sagen, dass er sich, wie bei Schildkröten und Echsen, im Intertarsalgelenk bewegt. Von den der Anlage nach vorhandenen fünf Metatarsen schwindet der fünfte bald wieder, während der zweite, dritte und vierte miteinander zum sogen. Laufknochen verwachsen (Fig. 89 *Mt*).

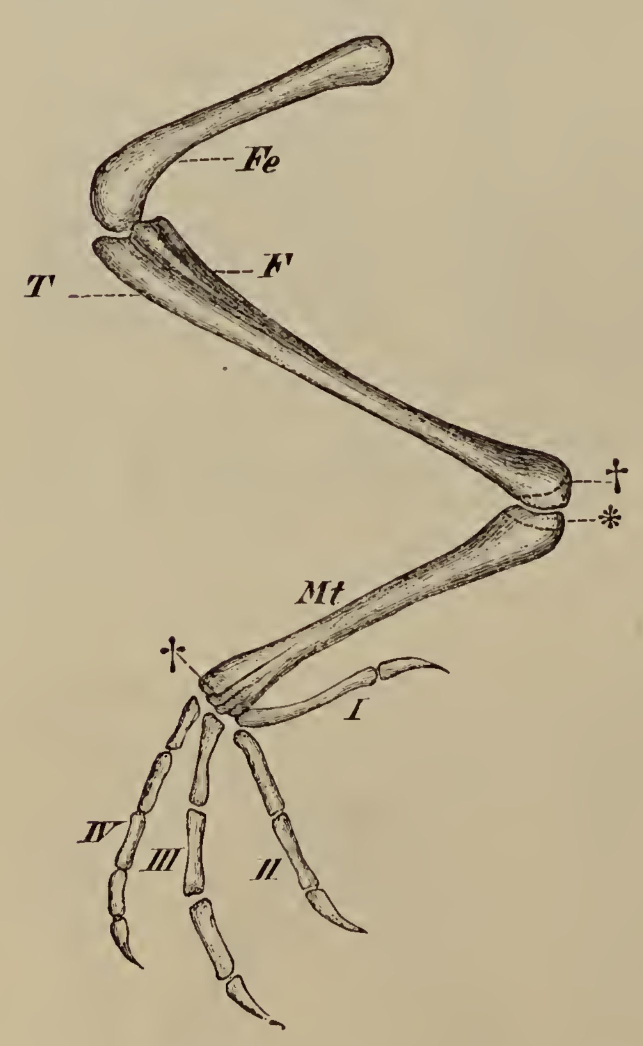


Fig. 89. Hinterextremität der Amsel. *Fe* Femur, *T* Tibia mit der Fibula (*F*) verwachsen, †* Apophysen des Unterschenkels und des Metatarsus (*Mt*), in welchen die proximale und distale Tarsusplatte aufgegangen ist. Der ursprüngliche Zerfall des Metatarsus in einzelne getrennte Strahlen ist an seinem distalen Ende bei † angedeutet. *I—IV* erster bis vierter Finger.

Der erste Metatarsus bleibt bis zu einem gewissen Grade selbständig.

Die Zahl der Zehen bewegt sich zwischen zwei und vier, die der Phalangen zwischen zwei und fünf. Die Tibia praevalirt schon ihrer ersten Anlage nach durch massige Entwicklung vor der Fibula.

Paläontologische Studien weisen auf's Ueberzeugendste nach, wie sich die Formverhältnisse des Vogeltarsus ganz allmälig aus denjenigen des Dinosauriertarsus herausentwickelt haben.

Säuger.

Hier bleibt die vordere Extremität entweder im Zustand eines einfachen Gehwerkzeuges, oder wird sie unter viel schärferer Individualisirung der Knochen des Vorderarms zu einem Greiforgan. Bei dieser Umwandlung lösen sich nemlich die anfangs straff miteinander verbundenen Vorderarmknochen allmälig von einander los und treten in gegenseitige Gelenkverbindung.

Die daraus entspringende Bewegungsmöglichkeit (Rotation) wird als Pronatio resp. Supinatio bezeichnet.

Carpus und Tarsus stimmen am meisten mit demjenigen der Urodelen und Schildkröten überein, und hier wie dort kann es zum Zusammenfluss einzelner Stücke unter einander kommen. Dies gilt z. B. als Regel für das mit dem Tibiale zum Astragalus sich vereinigende Intermedium, sowie für das vierte und fünfte Carpale und Tarsale, welche im Carpus zum sogen. Hackenbein Os uncinatum) im Tarsus zum Würfelbein (Os cuboides) verschmolzen. Seiner Anlage nach ist das Centrale im Carpus aller fünffingerigen Mammalia nachgewiesen, häufig aber verschmilzt es schon in fötaler Zeit mit dem benachbarten Radiale. Dies gilt z. B. für den Gorilla, den Chimpanzé und den Menschen, doch kann es bei letzterem (in 0,4 $^0/_0$ der Fälle) zeitlebens persistiren. Im Tarsus zeigt das Centrale ein conservativeres Verhalten und liegt häufig am medialen Fussrand.

Fig. 90.

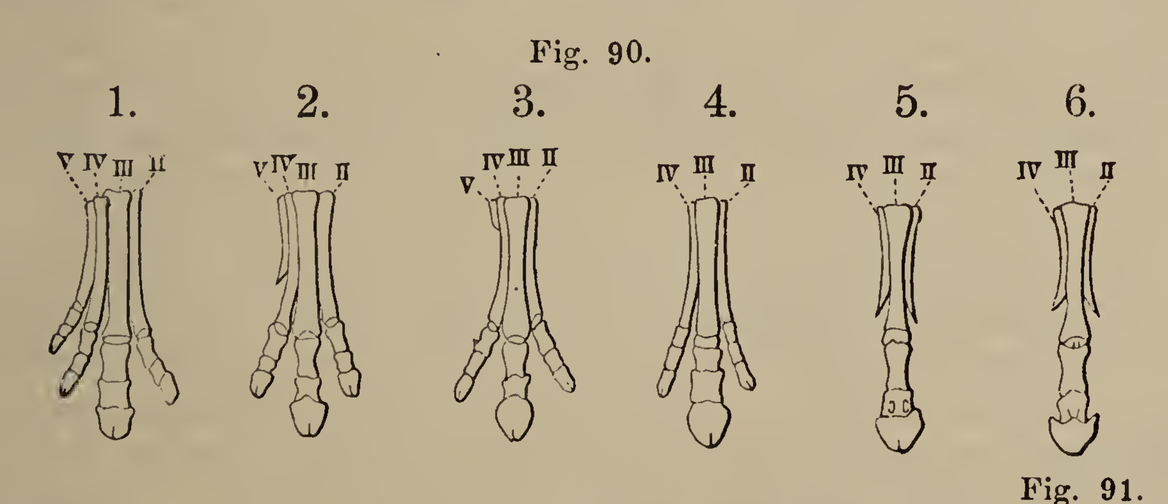


Fig. 91.

Fig. 90. Vorderfuss der Stammformen des Pferdes. 1. Orohippus (Eocaen), 2. Mesohippus (oberes Eocaen), 3. Miohippus (Miocaen), 4. Protohippus (oberes Pliocaen), 5. Pliohippus (oberstes Pliocaen), 6. Equus.

Fig. 91. *A* Fussskelet des Schweines, *B* dasselbe vom Wiesent. *R*, *U* Radius, Ulna, *r* Radiale, *i* Intermedium, *u* Ulnare, 2—5 Knochen der zweiten Carpalreihe (4, 5) Os uncinatum), † Os pisiforme, *III*, *IV* dritter und vierter Metacarpus. Bei Fig. *A* ist auch der zweite und fünfte Mittelhandknochen, wenn auch nur in rudimentärer Form, noch vorhanden.

Interessant ist der Rückbildungsprocess, welchem der Fuss der Hufthiere im Laufe der geologischen Epochen unterworfen war. So zeigt z. B. die Fig. 90 aufs deutlichste, wie das heutige einhufige Pferd aus einer vier- oder fünffingerigen Urform ganz allmälig hervorgegangen ist. Während also hier schliesslich nur noch ein Finger, nemlich der dritte, übrig bleibt (perissodactyle Form), kommen bei den Zweihufern der dritte und vierte Finger (Fig. 91 III, IV) zu gleichmässig starker Entwicklung (artiodactyle Form). Dasselbe gilt in ganz ähnlicher

Weise auch für die hintere Extremität, nur dass hier die Rückbildung in der Regel schneller erfolgt.

Wie an der vorderen Extremität der Radius, so praevalirt an der hinteren die Tibia, und der Oberschenkel ist häufig kürzer als der Unterschenkel. Ein in der Ansatzsehne des grossen Streckmuskels des Unterschenkels sich entwickelnder Sesamknochen wird als Kniescheibe oder Patella bezeichnet und tritt auch schon bei Sauriern und Vögeln auf.

Die Phalangenzahl verhält sich an Fuss und Hand ganz gleich, d. h. der erste Finger (Zehe) besitzt stets nur zwei, alle andern dagegen drei Phalangen.

Litteratur. C. Gegenbaur, *Unters. zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere: Schultergürtel der Wirbelthiere. Carpus und Tarsus und Brustflosse der Fische. Leipzig 1864—1865.* Derselbe, *Ueber das Archipterygium. Jen. Zeitschr. Bd. VII.* A. Götte, *Beitr. zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere: Brustbein und Schultergürtel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV 1877.* R. Wiedersheim, *Salamandrina perspic. etc. Versuch einer vergl. Anat. der Salamandrinen. Genua 1875.* A. Dohrn, *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier. Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel. V. Bd. 1. Heft 1884.* C. K. Hoffmann, *Beitr. z. Kenntniss des Beckens der Amphibien und Reptilien. Niederl. Archiv für Zool. Bd. III.* E. Rosenberg, *Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale Carpi des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. I 1876.* J. Th. Thacher, *Median et paired fins etc. Transact. of the Connecticut Academy, III, 1877.*

Myologie.

Die **Muskeln**, oder wie der vulgäre Ausdruck lautet, das Fleisch, zerfallen auf Grund ihrer histologischen Beschaffenheit in zwei Gruppen, nemlich in solche mit glatten und in solche mit quergestreiften Fasern. Erstere sind phylogenetisch älter und als Vorstufe der letzteren zu betrachten.

Während die glatten oder organischen Muskelfasern bei Wirbelthieren vorwiegend an die Eingeweide, die Haut und die Gefässe gebunden und dem Willen nicht unterworfen sind, findet die, fast ausnahmslos vom Willen beherrschte, quergestreifte oder animale Muskulatur ihre vornehmliche Verwendung beim Aufbau der Körperwände und des Bewegungsapparates.

Im vorliegenden Capitel haben wir es ausschliesslich mit letzterer zu schaffen und wollen dafür folgende Grundregeln aufstellen.

An jedem Muskel, in seiner einfachsten Form, unterscheidet man einen Kopf oder Ursprung (Origo), einen Bauch (Venter) und einen Schwanz oder Ansatz (Insertio). Während die Muskeln des Stammes in der Regel platt sind, besitzen diejenigen der Extremitäten meistens eine langgestreckte, cylindrische oder prismatische Form. Daneben existiren aber noch Muskeln von den mannigfachsten Gestaltungen, wie z. B. mehrköpfige, zweibäuchige, einfach- oder doppelt gefiederte, säge- und terrassenförmige Muskeln.

Sämmtliche Muskeln werden von fibrösen Scheiden, sogenannten Fascien, umgeben und sind dadurch sowohl unter sich (Ligamenta intermuscularia) als mit dem Integument und dem Skelet mehr oder weniger fest verbunden.

Durch Aenderungen seines Ursprungs und seiner Insertion, durch Theilung (Auftreten einer Zwischensehne), durch schichtenweise Abspaltung etc. kann ein Muskel nach Gestalt und Lage sehr bedeutende Umwandlungen erfahren und es kann zur Herausbildung eines oder mehrerer neuer, selbständiger Muskeln kommen. Ist die Wirkung eines Muskels unnöthig geworden, so trägt er entweder mit seinem Rest zur Verstärkung eines benachbarten Muskels bei, oder verschwindet spurlos.

Je höher man in der Thierreihe emporsteigt, desto zahlreichere Differenzirungen und mannigfaltigere Beziehungen zum Skelet lassen sich im Muskelsystem nachweisen. Stets jedoch zeigt ein, wenn auch zuweilen kleiner Theil, eine gewisse, häufig erst secundär erworbene Selbständigkeit und stellt das dar, was man als **Hautmuskulatur** bezeichnet. Bei Fischen und Amphibien nur spärlich entwickelt, spielt dieselbe bei Reptilien und Vögeln durch ihre Beziehungen zu den Schienen, Schuppen und Federn eine grössere Rolle. Am mächtigsten aber entfaltet sie sich bei zahlreichen Säugethieren, wo sie sich über den Rücken, Kopf, Hals und über die Flanken ausdehnen kann (Echidna, Dasypus, Pinnipedier, Erinaceus etc.). Beim Menschen findet sich nur ein schwacher Rest in Form des über den Hals, sowie über einen Theil der Brust und des Gesichtes sich erstreckenden Platysma myoides.

Musculatur des Skeletes.

Muskeln des Stammes.

Darunter versteht man sämmtliche Muskeln des Körpers, welche nach Entfernung der zu den Gliedmassen in Beziehung stehenden Muskeln übrig bleiben. Sie entstehen aus der Stammzone d. h. aus den Somiten des Embryos und lassen sich, namentlich bei höheren Typen, wieder in besondere Gruppen bringen, nemlich in eine craniale resp. viscerale, eine ventrale und dorsale Gruppe.

Fische und Amphibien. Die beiden letztgenannten bilden bei Fischen und niederen Amphibien noch einen einheitlichen Complex, den man als **Seitenrumpfmuskel (M. lateralis)** bezeichnet. Auf

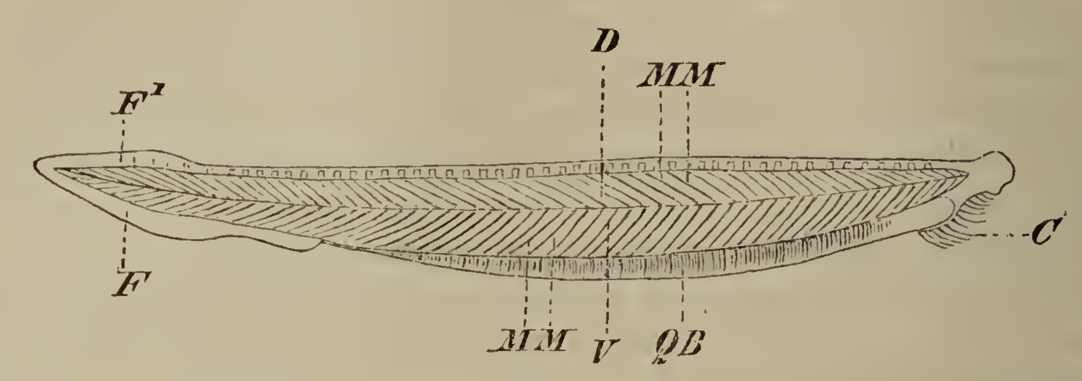


Fig. 92. Seitenmuskulatur des Amphioxus. *D* Dorsale-, *V* ventrale Hälfte, *M M* die einzelnen Myomeren, *QB* Quere Bauchmuskulatur, *C* Cirrhi, *F F*¹ Schwanzflosse.

jeder Seite des Körpers besteht er aus je zwei Hälften, einer dorsalen und einer ventralen. Beide stossen in der Seiten-, sowie in der ventralen und dorsalen Mittellinie zusammen (Fig. 92 *D, V*) und bestehen aus einer grossen Zahl von metamer angeordneten Portionen (Myomeren), welche durch bindegewebige Zwischenwände (Myocommata) von einander getrennt werden (Fig. 92 *M, M*). In letzteren kann es zur Entwicklung von Rippen und dadurch zu viel grösserer Festigkeit derselben kommen.

Diese metamere, zur Anordnung der Spinalnerven, sowie zur Segmentirung des Axenskelets in wichtiger Beziehung stehende Anlage der Rumpfmuskulatur bildet ein so characteristisches Merkmal

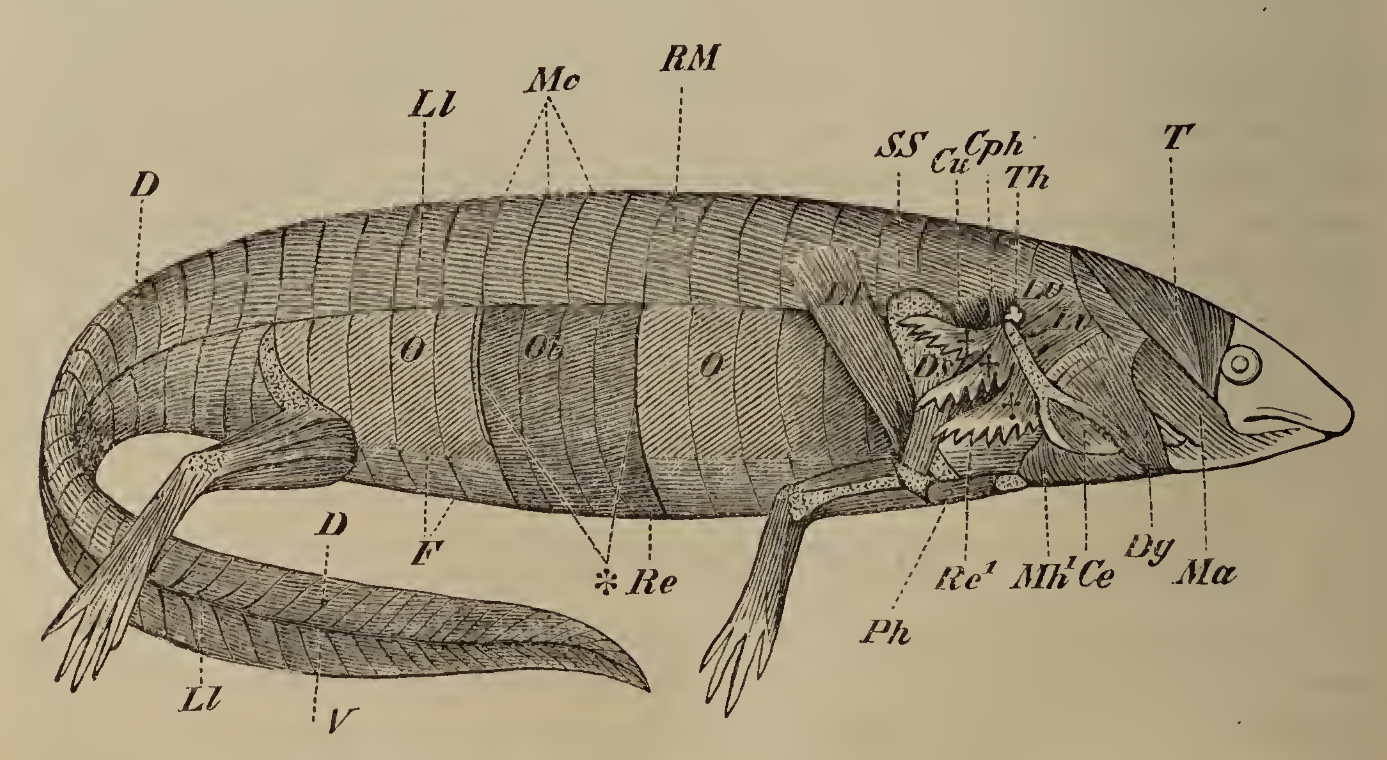


Fig. 93. Die gesammte Muskulatur von Siredon pisciformis. *Ll* Linea lateralis. *D* Dorsale- und *V* ventrale Hälfte der Schwanzmuskeln, *RM* dorsale Hälfte

der Seitenrumpfmuskulatur (Rückenmuskeln). *O*, *O* Aeusserstes, von der Linea lateralis entspringendes und in die Fascie *F* ausstrahlendes Stratum des M. obliquus abdominis externus. Bei * ist ein Stück davon ausgeschnitten, so dass das zweite Stratum dieses Muskels (*Ob*) frei zu Tage liegt. Bei *Re* geht dessen Faserverlauf aus der schiefen Richtung in die gerade über (beginnende Differenzirung des Rectus abdom.). Bei *Re*¹ sieht man das Rectussystem zum Visceralskelet verlaufen. *Mc* Myocommata des Rückentheils der Seitenrumpfmuskulatur. *T* Temporalis, *Ma* Masseter, *Dg* Digastricus mandibulae, *Mh*¹ Mylohyoideus (hintere Portion), *Ce* Kerato-hyoideus externus, *Lv* Levator arcuum branchialium, † † † Levator branchiarum, *Cph* Hals-Ursprung des Constrictor pharyngis, *Th* Gl. thymus. *Lt* Latissimus dorsi, *Ds* Dorsalis scapulae, *Cu* Cucullaris. *SS* Suprascapula, *Ph* Procoraco-humeralis.

der Wirbelthiere, dass man deutliche Spuren davon bei sämmtlichen Vertretern derselben bis zum Menschen hinauf nachzuweisen im Stande ist.

Auch die cranio-viscerale Muskulatur, d. h. die Muskulatur des Kopfes, ist im Zusammenhang mit der Entstehung des Visceralskeletes aus jenem einheitlichen System hervorgegangen zu denken.

Im Allgemeinen lässt sich behaupten, dass, abgesehen von der Regio caudalis, wo sich der einheitliche Character ventral und dorsal forterhält (Fig. 93), die dorsale Hälfte des Seitenrumpfmuskel-Systems durchweg ein conservativeres Verhalten besitzt, als die ventrale, was wohl darauf zurückzuführen ist, dass letztere die in ihrem Volumen starken Schwankungen unterliegende Leibeshöhle zu umschliessen hat.

So kommt es z. B. schon bei zahlreichen Fischen an der Ventralseite zu Differenzirungen, welche die Herausbildung von geraden und schiefen Bauchmuskeln (Rectus et Obliqui abdominis) einleiten.

Noch weiter gediehen ist dieses Verhalten bei gewissen Dipnoërn und namentlich bei geschwänzten Amphibien. Bei letzteren kommt es sogar zu einer vierfachen Spaltung d. h. -Schichtung der ventralen Rumpfmuskulatur und bei den höheren Typen, wie bei der geschlechtsreifen Salamandra, sowie bei Tritonen ist ein rechts und links von der Medianlinie liegender Rectus abdominis deutlich differenzirt (Fig. 94 *Re, Re*).

Die äusserste Schicht des seitlichen Bauchmuskelsystems scheint sich auf höhere Formen nicht weiter zu vererben, wohl aber gilt dies für die drei übrigen Schichten, die man ihrem typischen Faserlauf entsprechend von aussen nach innen als Obliquus abdominis externus, internus und transversus unterscheidet (Fig. 93, 94 *O, Ob*).

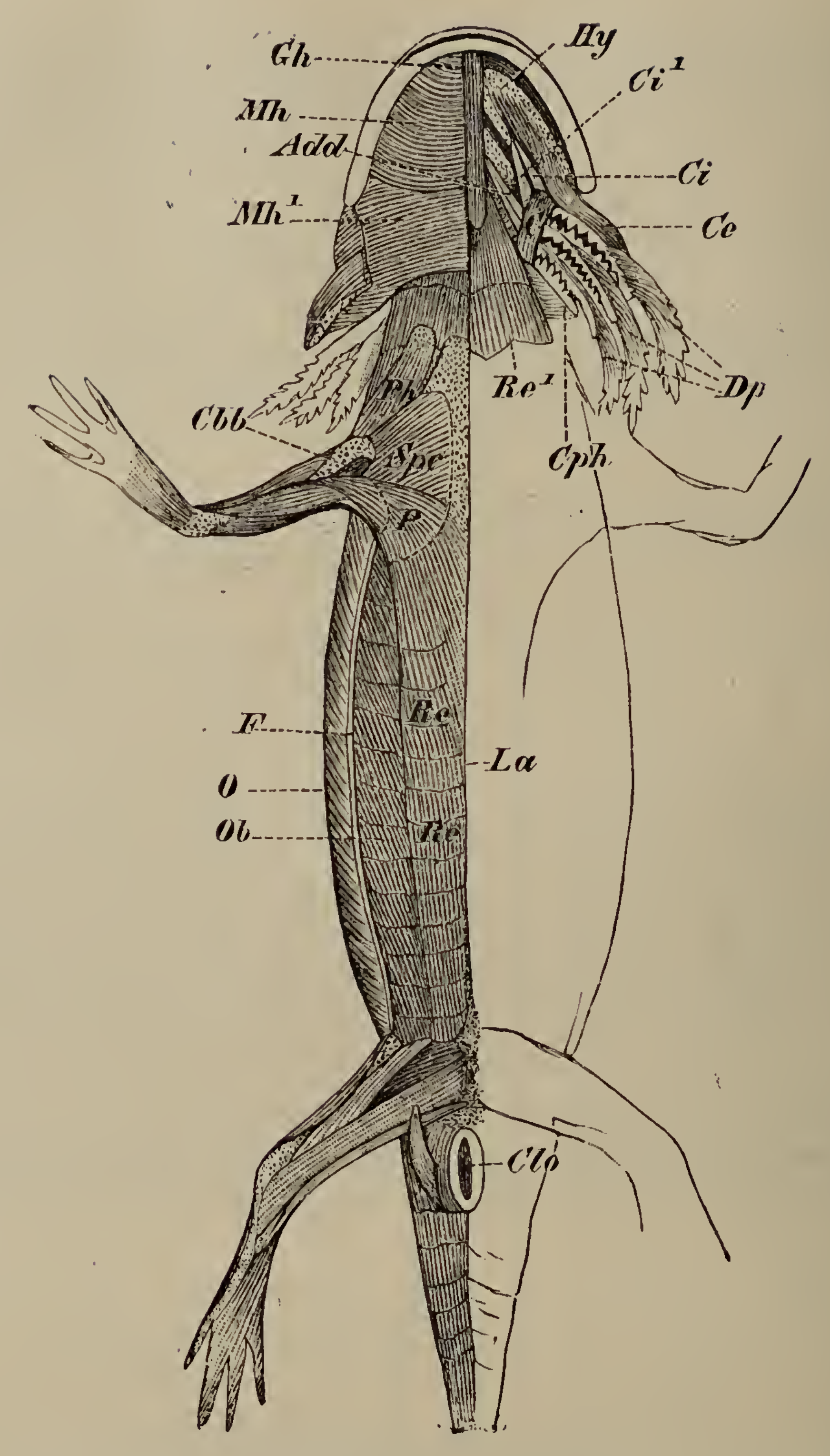


Fig. 94. Die gesammte Muskulatur von Siredon pisciformis von der Ventralseite. *O* äusserstes Stratum des Obliquus externus, bei *F* in die Fascie ausstrahlend, welche hier durchschnitten ist, *Ob* zweites Stratum desselben Muskels, *Re* Rectus abdominis, bei *Re*¹ in die Visceralmuskulatur (Sterno-hyoideus) und bei *P* in den Pectoralis major ausstrahlend. *Mh*, *Mh*¹ Vordere und hintere Portion des Mylohyoideus, welcher in der Mittellinie durchschnitten ist, so dass hier die eigentliche Visceralmuskulatur frei zu Tage liegt. *Ce*, *Ci* Keratohyoideus externus und internus. Ersterer befestigt sich am Hyoid (*Hy*). *Add* Adductor arcuum branchialium, *C* Constrictor arcuum branchialium. *Cph* Vom hintersten Kiemenbogen entspringende Portion des Constrictor pharyngis. *Dp* Depressores branchiarum, *Gh* Genio-hyoideus, *Ph* Procoraco-humeralis, *Spc* Supracoracoideus, *Cbb* Coraco-brachialis brevis, *Clo* Cloake, *La* Linea alba abdominis.

Während der äussere und innere schiefe Bauchmuskel vom Visceralskelet, d. h. vom Boden der Mundhöhle bis zum Beckengürtel reicht, ja, was den ersteren betrifft, sich sogar auf die ventrale Schwanzmuskulatur direkt fortsetzt (Fig. 93), hört der Transversus in der Höhe

des Herzens auf und steht in engster Verbindung mit der die Leibeshöhle auskleidenden Fascia transversa resp. dem Peritoneum, an deren äusserer Fläche er gelegen ist, ein Satz, der von den Urodelen an für sämmtliche Wirbelthiere seine Geltung hat.

Diesen soeben von den Urodelen geschilderten Verhältnissen gegenüber zeigt das Rumpfmuskelsystem der Anuren insofern ein negatives Verhalten, als hier nur zwei Schichten von seitlichen Bauchmuskeln vorhanden sind und als der in der Larvenperiode noch vorhandene metamere Character derselben später mehr und mehr verwischt erscheint.

Der Rectus abdominis ist stets wohl differenzirt und besitzt eine wechselnde Zahl von Myocommata.

Reptilien. Hier erhebt sich die Seitenrumpfmuskulatur auf eine wesentlich höhere Entwicklungsstufe. Massgebend dafür ist die feinere Ausgestaltung des Skeletes, die sich namentlich in den Rippen und dem Schultergürtel ausspricht. Das treibende Princip dabei ist die veränderte, rhythmisch werdende Respirationsweise, bedingt durch die mehr und mehr sich entfaltende Lunge.

Immer deutlicher bereitet sich eine Scheidung vor in Brust und Bauch und es kommt zu wohl individualisirten Musculi intercostales externi und interni. In der Lumbalgegend, wo sich die Rippen mehr und mehr aus der zwischen ihnen befindlichen Muskulatur herausziehen, verliert letztere ihren intercostalen Character und bildet zusammenhängende, zwischen den letzten Rippen und dem Beckengürtel liegende Bogen, wie z. B. den dicht neben der Wirbelsäule liegenden Quadratus lumborum.

Der stets gut entwickelte Rectus abdominis zerfällt jederseits in drei Portionen, nemlich in eine Pars ventralis, interna (Unterabtheilung der vorigen) und lateralis.

Während sich in der dorsalen Hälfte des Seitenrumpfmuskels der Urodelen noch kein bedeutender Differenzirungsprocess bemerklich macht, ist dies in der Reihe der Reptilien in hohem Grade der Fall. Man unterscheidet hier einen M. longissimus, ileocostalis, Mm. interspinales, semispinales, multifidi, splenii, levatores costarum sammt die zu den letzteren gehörigen Scaleni.

Abgesehen von der Region der Schwanzwurzel, wo es ebenfalls zur Herausbildung neuer Muskeln kommt, bewahrt die übrige Caudalmuskulatur ihr primitives, von den Fischen her vererbtes Verhalten.

Vögel. Hier ist der ursprüngliche Character der Stamm-Muskulatur noch ungleich verwischter, als bei Reptilien.

Dies beruht in erster Linie auf der excessiven Entwicklung der Vorder-Extremitäten-Muskeln, wie vor Allem des Pectoralis major und der damit Hand in Hand gehenden Verlängerung des Brustbeines nach rückwärts.

Da ferner die letzten Rippen dem Becken sehr nahe liegen, so

erleidet der für die Seitenbauchmuskeln bestimmte Raum eine starke Beschränkung.

Der M. obliquus abdominis externus und internus sind vorhanden, allein nur spärlich entwickelt, was namentlich für den letzteren gilt, der geradezu in Rückbildung begriffen scheint. Ein Transversus ist nicht einmal mehr in Spuren nachweisbar, dagegen tritt jederseits ein paariger, unsegmentirter Rectus auf.

Die Intercostales externi und interni sind kräftig angelegt und zum erstenmal tritt an der Innenfläche der Sternalenden der Rippen ein Triangularis sterni auf.

Die dorsale Partie der Stammmuskulatur zeigt sich im Bereich des Rumpfes nur sehr spärlich, am Halse dagegen ausserordentlich reich entwickelt.

Beim Vogel erscheint Alles darauf berechnet, dem hoch entwickelten, den ganzen Organismus tief beeinflussenden Respirations-System eine möglichst grosse Zahl von Muskeln dienstbar zu machen und darin liegt eine wesentliche Differenz gegenüber den Reptilien.

Säuger. Hier sind stets drei Seitenbauchmuskeln, ein M. obliquus externus, internus und transversus vorhanden. Sie sind mit einer einzigen Ausnahme (Tupaia) gänzlich unsegmentirt, stellen also einheitliche, breite Muskelplatten dar. Gegen die ventrale Mittellinie zu strahlen sie in starke Aponeurosen aus, welche den Rectus abdominis einscheiden. Letzterer ist jederseits nur einfach und besitzt eine wechselnde Zahl von Myocommata, nie hängt er mehr, was z. B. bei Urodelen noch der Fall ist, mit den (ab origine zu seinem System gehörigen) axialen Halsmuskeln, dem Sternohyoideus, sternothyreoideus etc. zusammen, sondern stets schiebt sich zwischen beide das Sternum ein, ein Verhalten, das auch schon bei Sauropsiden zu beobachten ist.

An der Ventralseite des Rectus abdominis liegt bei Schnabel- und Beutelthieren der kräftige M. pyramidalis. Er entspringt von dem inneren Rand der Beutelknochen, steht zum Marsupium in wichtiger Beziehung und kann bis zum Sternum emporreichen. Mit dem Verlust der Beutelknochen unterliegt bei den höheren Säugern auch der M. pyramidalis einer Reduction resp. einem gänzlichen Schwund. Er ist übrigens häufig bis zu den Primaten hinauf noch in Spuren nachweisbar und entspringt dann stets in paariger Anordnung vom horizontalen Schambeinast, rechts und links von der Mittellinie.

Wie bei den Sauropsiden, so begegnen wir auch bei Säugern dem M. obliquus abdominis externus und internus in der Brustgegend wieder unter der Form der Mm. intercostales externi und interni.

Was ich oben von der Differenzirung der dorsalen Partie des Rumpfmuskels der Reptilien gesagt habe, gilt im Wesentlichen auch für die Säuger.

Muskeln des Visceralskeletes und Kopfes.

Die Muskeln des Visceralskeletes haben die Beweise ihrer Zusammengehörigkeit mit dem ventralen System der Rumpfmuskulatur in viel deutlicherer Weise bewahrt, als die Kopfmuskeln, welch letztere in zwei Abtheilungen, nemlich in mimische und in Kiefermuskeln zerfallen.

Fische. Abgesehen von den Cyclostomen, die ihrem eigenthümlichen Kopfskelet (Saugapparat) und Kiemenkorb entsprechend eine besondere Umgestaltung der cranio-visceralen Muskulatur zeigen, lässt sich letztere bei Selachiern von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus betrachten. Sie zerfällt in folgende vier Gruppen oder Systeme:

1) Oberflächliche Ringmuskeln.
2) Obere Zwischenbogenmuskeln.
3) Mittlere Beuger der Bogen.
4) Ventrale Längsmuskeln.

Letztere nehmen den drei ersten gegenüber, welche enger zusammengehören, eine selbständigere Stellung ein.

Der oberflächliche, in das Gebiet des Vagus, Glossopharyngeus, Facialis und Trigeminus (Ramus III) fallende Ringmuskel wirkt im Wesentlichen als Constrictor, d. h. er verengert die gesammte Mund- und Kiemenhöhle, schliesst die Kiemenspalten und hebt das gesammte Visceralskelet sammt dem Boden der Mund- und Kiemenhöhle.

Die oberen und mittleren Beugemuskeln fallen ihrer Hauptmasse nach in das Gebiet des Vagus und Glossopharyngeus und wirken im Wesentlichen als Adductores arcuum branchialium, d. h. sie nähern die Kiemenbögen einander.

Die in das Gebiet des I. und II. Spinalnerven fallende ventrale Längsmuskulatur ist als die directe Fortsetzung des ventralen Abschnittes der Stammmuskulatur, also des bei Fischen gewissermassen noch latenten Rectus-Systemes aufzufassen. Wie letzteres, so besitzt auch sie Myocommata und erstreckt sich vom vorderen Rand des Schultergürtels bis zum Unterkiefer, beziehungsweise nur bis zum Hyoidbogen (Musc. coraco-mandibularis und coraco-hyoideus).

Von diesem nur in seinen Grundzügen skizzirten Verhalten der cranio-visceralen Muskulatur entfernen sich die Teleostier nicht unbedeutend, so dass man hier eine ganz andere Zusammenstellung der einzelnen Muskelgruppen treffen muss. Man hat zu unterscheiden: 1) eine Kiefermuskulatur, 2) Muskeln an den dorsalen- und 3) an den ventralen Enden der Visceralbogen.

Jede dieser Gruppen zerfällt wieder in Unterabtheilungen, doch kann auf die oft sehr complicirten Einzelheiten hier nicht näher eingegangen werden.

Amphibien. Es ist a priori zu erwarten, dass hier die Muskulatur des Visceralskeletes bei kiemenathmenden Formen reicher entwickelt ist, als bei lungenathmenden. Dort werden wir also primitiveren, an niedrigere Formen sich anschliessenden, hier dagegen modificirten resp. reducirten Verhältnissen begegnen.

Zwischen beiden Unterkieferhälften liegt als letzter Rest des Musculus constrictor der Fische ein in das Gebiet des dritten Trigeminus und des Facialis fallender, quergefaserter Muskel (M. mylohyoideus). Er steht als Heber des Bodens der Mundhöhle in wichtigen Beziehungen zum Athmungs- und Deglutitionsgeschäft und setzt sich durch die ganze übrige Reihe der Wirbelthiere fort bis zum Menschen hinauf (Fig. 93, 94 *Mh, Mh*[1]).

Ueber dem Mylohyoideus, d. h. dorsal von ihm, liegt wieder die mit Myocommata versehene Fortsetzung der Stammmuskulatur, nemlich der Omo- Sterno- und Geniohyoideus (Fig. 94 *Re*[1], *Gh*). Auch diese Muskeln, welche als Rück- resp. als Vorwärtszieher des Visceralskeletes fungiren, werden vom I. und II. Spinalnerven versorgt.

Im Gegensatz zu den Fischen kommt es bei Amphibien zur Differenzirung einer eigentlichen Zungenmuskulatur, nemlich zu einem Hyoglossus und Genioglossus, aber auch sie sind aus dem vordersten Ende der ventralen Stammmuskulatur hervorgegangen zu denken und setzen sich von den Amphibien auf alle übrigen Wirbelthiere fort. Ihr Innervator ist der Hypoglossus resp. der I. Spinalnerv.

Was nun die Muskeln des Zungenbeines und der Kiemenbogen betrifft, so kann man sie bei Perennibranchiaten und Salamanderlarven nach Analogie der Fische in eine ventrale und dorsale Gruppe zerfällen; bei erwachsenen Salamandern und Anuren schwindet letztere und nur die ventrale persistirt. Es handelt sich dabei um eine Hebung oder Senkung, sowie um ein Vor- und Rückwärtsziehen der Branchialbogen. Dazu kommen noch Constrictoren des Pharynx, sowie (bei kiemenathmenden Thieren) Levatoren, Depressoren und Adductoren der Kiemenbüschel (Fig. 93 und 94). (Innervatoren: Vagus und Glossopharyngeus).

Die Kiefermuskeln zerfallen in einen vom N. facialis versorgten Senker (Digastricus s. Biventer mandibulae, Fig. 93 *Dg*) und in mehrere, in das Gebiet des III. Trigeminus fallende Heber des Unterkiefers (Masseter, Temporalis und Pterygoideus, Fig. 93 *Ma, T*). Alle diese Muskeln, welche sich auf den Adductor mandibulae der Selachier und Ganoiden zurückführen lassen, nehmen ihren Ursprung vom Schädel und zwar in der Gegend der Gehörkapsel.

Amnioten. Mit der Vereinfachung des Visceralskeletes ist hier auch eine bedeutende Reduction der zugehörigen Muskulatur eingetreten. Selbstverständlich fehlen hier sämmtliche, auf die Kiemenathmung berechneten Muskeln und die ventrale Stammmuskulatur wird, wie schon oben erwähnt, in ihrem Lauf nach

vorwärts stets durch das Brustbein resp. den Schultergürtel unterbrochen. Gleichwohl aber begegnen wir auch hier am Hals und Boden der Mundhöhle den uns schon von den Amphibien her bekannten Muskeln, also dem Mylohyoideus, Sterno-, Omo- und Geniohyoideus, sowie dem Hyoglossus und Genioglossus. Dazu kommt noch ein M. sterno-thyreoideus und, in dessen Verlängerung gelegen, ein M. thyreo-hyoideus.

Eine neue Erwerbung der Säuger stellen die vom Processus styloideus und vom Ligamentum stylo-hyoideum entspringenden, zahlreichen Variationen unterworfenen Mm. stylo-hyoidei, stylo-glossi und stylo-pharyngei dar. Sie liegen theils im Facialis-, theils im Glossopharyngeus-Gebiet und wirken als Retractoren der Zunge und Levatoren des Pharynx und Zungenbeines.

Die Kiefermuskeln sind dieselben wie bei den Amphibien, doch unterliegen sie, besonders was die Pterygoidei betrifft, einer viel schärferen Differenzirung und durchweg einer kräftigeren Ausbildung. (Bei Vögeln und Reptilien kann es noch zu secundären Abspaltungen kommen, wie z. B. beim M. temporalis).

Die bei Säugern zum erstenmal zu deutlicher Ausprägung kommende mimische Muskulatur steht in engstem Connex zum psychischen Leben und gruppirt sich im Wesentlichen um Auge, Mund, Nase und Ohr, zeigt sich also an die Träger unserer wichtigsten Sinnesorgane gebunden. Unter der Herrschaft des N. facialis stehend, gelangt sie bei Primaten zur stärksten Ausbildung und das menschliche Antlitz wird durch sie zum „Spiegel der Seele“.

Muskeln der Extremitäten.

Bei der Beurtheilung der Extremitätenmuskeln kommen folgende wichtige Factoren in Betracht: 1) die Homologieen der Skelettheile, 2) die Lagebeziehungen zu benachbarten Weichtheilen und 3) die Nervenquellen.

In ihrer primitivsten Anlage begegnen wir den Extremitäten-Muskeln bei den Dipnoërn, wie namentlich bei Ceratodus. Hier bildet die Muskulatur einer Flossenfläche noch eine einheitliche Masse und eine Sonderung in einzelne Muskelschichten und -Gruppen ist kaum angedeutet. Alles spricht dafür, dass wir die Extremitätenmuskulatur im Allgemeinen als ein Derivat der Seitenrumpfmuskulatur zu betrachten haben.

Es handelt sich stets um zwei grosse Muskelgruppen; die eine liegt im Bereich des Schulter- resp. Beckengürtels, die andere in dem der freien Extremität.

Bei der Flosse der Fische trifft man noch sehr einfache Verhältnisse, bei Amphibien dagegen treten, gemäss der Umwandlung der Locomotionsorgane in eigentliche Gehwerkzeuge, d. h. in

mehrarmige Hebelsysteme, schon bedeutende Complicationen und eine viel reichere, den einzelnen Abschnitten der Extremität entsprechende Gliederung in einzelne Muskelgruppen auf. Hatten wir es dort nur mit einfachen, auf die Bewegung der Gesammtextremität berechneten Hebern, Senkern und Anziehern zu schaffen, so sehen wir hier auch noch Dreher, Beuger, Strecker und Anzieher des Oberarmes und Oberschenkels, des Vorderarmes und Unterschenkels, der Hand und des Fusses dazu treten. Auch die Finger und Zehen stehen unter der Herrschaft einer reich differenzirten Musculatur.

Entsprechend der verschiedenen Winkelstellung des Ellbogen- und Kniegelenks liegen die Strecker der vorderen Extremität an der hinteren, die der hinteren Extremität an der vorderen Peripherie, und gerade umgekehrt liegen die Flexoren.

Da wo es sich, wie z. B. bei Primaten, um eine Umwandlung der Extremitäten in Greiforgane handelt, treten neue Muskelgruppen auf, die man als Pronatoren und Supinatoren bezeichnet. Erstere sind aus Flexoren, letztere aus Extensoren hervorgegangen.

Am Beckengürtel darf man übrigens, seiner, dem Schultergürtel gegenüber, geringeren Beweglichkeit wegen, nicht ohne Weiteres homologe Muskelgruppen erwarten, sondern hat es häufig mit ganz andern Verhältnissen zu schaffen.

Diaphragma.

Die ersten Spuren einer zwischen Brust- und Bauchhöhle sich einschiebenden, musculösen Scheidewand begegnen uns bei den Urodelen. Hier sehen wir nemlich das vordere Ende des M. transversus abdominis sich mit einigen Ring- und Halbringfasern zwischen Pericard und Leber hineindrängen.

Bei Cheloniern und namentlich bei Crocodiliern und Vögeln, wo die betreffenden Muskelbündel theils von der Wirbelsäule, theils von Rippen entspringen, zeigt sich die Anlage des Zwerchfells schon viel deutlicher, allein die durch Muskelsubstanz bewirkte Abkammerung der beiden grossen Körperhöhlen ist insofern noch keine vollkommene, als das Herz bei den Vögeln z. B. noch hindurchtritt. Erst bei Säugethieren erscheint ein vollkommen abschliessendes, kuppelartiges, von der Wirbelsäule, von den Rippen und dem Sternum entspringendes Zwerchfell, das als wichtiger Respirationsmuskel eine Verlängerung des Cavum thoracis in sagittaler Richtung erlaubt. Er wird von dem aus dem Plexus cervicalis stammenden Nervus phrenicus versorgt und entsteht aus zwei Theilen, die ganz unabhängig von einander sind, einem pericardialen und einem pleuralen. Ersterer ist fibrös und bildet das sogen. Centrum tendineum, letzterer ist musculös.

Litteratur. C. Bardeleben, *Muskeln und Fascie. Jenaische Zeitschr. Bd. XV. N. F. VIII.* A. Dugès, *Rech. sur l'ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différents âges. Paris 1834.* A. Ecker und

R. Wiedersheim, *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882.* M. Fürbringer, *Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnl. Sauriern. Leipzig 1870.* Derselbe, *Zur vergl. Anat. d. Schultermuskeln. 1. u. 2. Thl. in: Jenaische Zeitschr. Bd. VII und VIII, 3. Thl. in: Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.* J. Henle, *Handbuch der systemat. Anatomie des Menschen. Braunschweig 1868.* Humphry, *Siehe dessen zahlr. Abhandlungen im Journal of Anatomy and Physiology, Bd. III und VI.* W. Leche, *Zur Anat. der Beckenregion bei Insectivora etc. K. Schwed. Acad. der Wissensch. Bd. XX. Nr. 4. 1882.* J. Müller, *Vergl. Anat. d. Myxinoiden. Berlin 1834—45.* A. Schneider, *Beitr. z. vergl. Anat. u. Entw.-Gesch. der Wirbelthiere. Berlin 1879.* B. Vetter, *Unters. z. vergl. Anat. der Kiemen- u. Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII und XII N. F. I. Bd.* T. H. Huxley, *On the respiratory organs of Apteryx. Proc. Zool. Soc. 1882.*

D. Elektrische Organe.

Elektrische Organe finden sich bei gewissen Fischen und zwar am stärksten entwickelt bei einem, in südlichen Meeren häufig vorkommenden Rochen (Torpedo marmorata), einem südamerikanischen Aale (Gymnotus electricus) und einem afrikanischen Welse (Malapterurus electricus). Gymnotus, der Zitteraal, besitzt weitaus die stärkste elektrische Kraft; an ihn reiht sich der Zitterwels und an diesen der Zitterrochen. Die elektrischen Batterieen dieser drei Fische liegen an verschiedenen Körperstellen, so bei Torpedo in Form einer breiten, den ganzen Körper durchsetzenden Masse seitlich am Kopf zwischen den Kiemensäcken und dem Propterygium (Fig. 95 *E*), bei Gymnotus in der ventralen Hälfte des ungeheuer langen Schwanzes (Fig. 96, 97 *E*), also an der Stelle, wo man sonst die ventrale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels zu finden gewohnt ist.

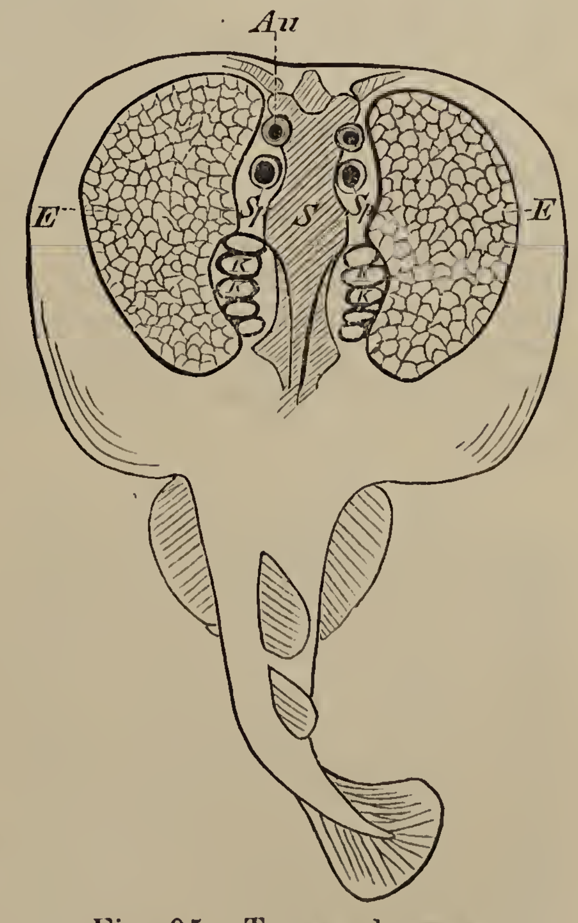


Fig. 95. Torpedo marmorata, das elektrische Organ (*E*) freigelegt. *S* Schädel, *Sp* Spritzloch, *KK* Kiemen, *Au* Auge.

Bei Malapterurus endlich trifft man die Organe fast in der ganzen Circumferenz des Leibes, wo sie zwischen Haut und Muskulatur, namentlich an den Seiten stark entwickelt sind und den ganzen Fisch mantelartig umhüllen.

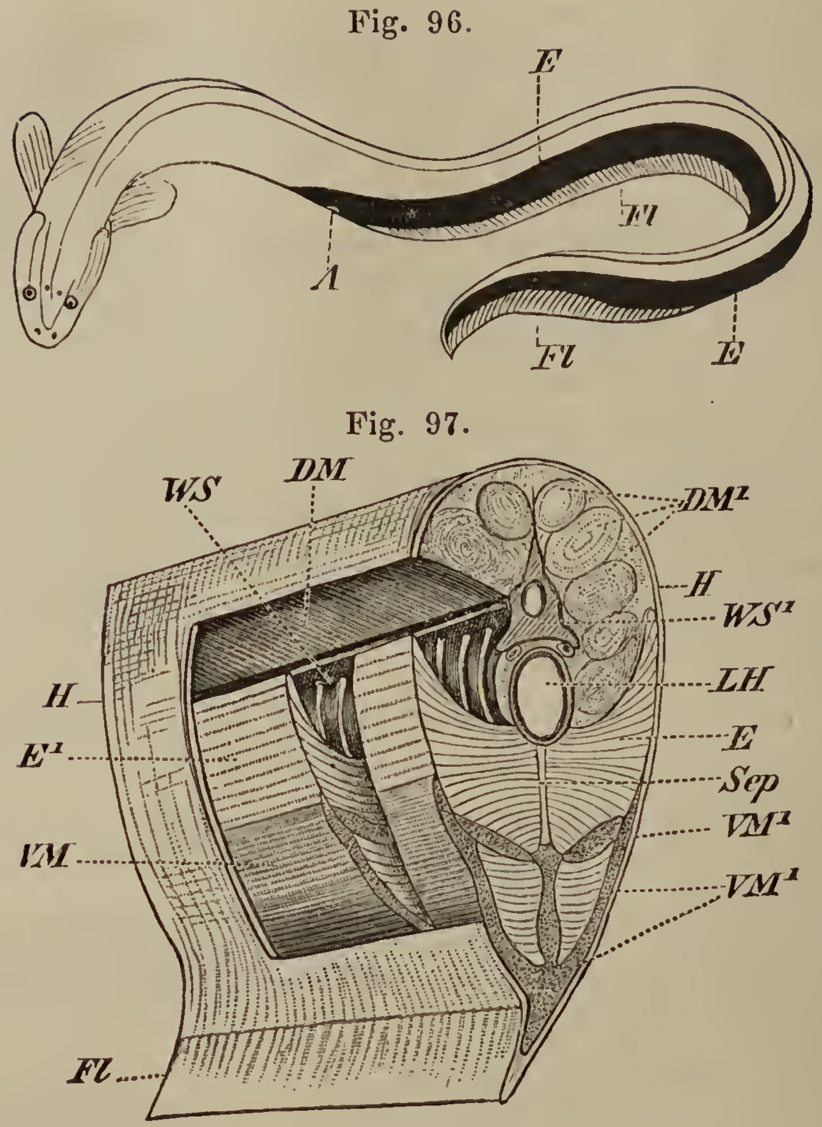


Fig. 96 und 97. Das elektrische Organ von Gymnotus electricus. Fig. 97. Nach einem Präparat von A. Ecker. *H* Aeussere Haut, *Fl* Flosse, *DM*, DM^1 dorsale, theilweise im Quer-, theilweise im Längsschnitt sichtbare dorsale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels, *VM*, VM^1 ebenso der ventralen Hälfte desselben, *E* das elektrische Organ im Querschnitt (*E*) und von der Seite (E^1), *WS*, WS^1 Wirbelsäule von der Seite mit den austretenden Spinalnerven und im Querschnitt, *LH* letztes Ende der Leibeshöhle, *Sep* sagitales, fibröses Septum, welches das elektrische Organ und die ventrale Rumpfmuskulatur in zwei gleiche Hälften scheidet, *A* After.

Viel schwächere Schläge ertheilen jene Fische, die man früher als „pseudoelektrische" bezeichnete, deren elektrische Kraft aber jetzt durch Experimente positiv nachgewiesen ist. Dahin gehören nach Abzug von Torpedo die übrigen Rochen, die verschiedenen Mormyrus-Arten und endlich Gymnarchus. Bei allen diesen liegen die elektrischen Organe auf beiden Seiten des Schwanzendes und zwar derart angeordnet, dass sich die metamere Schichtung der weiter nach vorne liegenden Muskelsegmente direct auf sie fortsetzt, wodurch z. B. bei den Mormyriden jederseits eine obere und eine untere Reihe von elektrischen Organen existirt.

Die elektrischen Apparate aller genannten Fische fallen in genetischer wie anatomischer Beziehung unter einen einheitlichen Gesichtspunkt: alle sind als umgewandelte Muskelfasern und die dazugehörigen Nerven als Homologa der motorischen Endplatten, wie wir sie sonst an den Mus-

keln zu finden gewohnt sind, aufzufassen (Ecker, Babuchin). Damit ist auch ihre Einreihung in das Kapitel über das Muskelsystem hinlänglich motivirt.

Was den feineren Bau der elektrischen Organe anbelangt, so begegnen wir im Wesentlichen überall denselben Einrichtungen. Das Gerüste wird gebildet aus fibrösem Gewebe, welches theils in der Längs-, theils in der Queraxe des Organs verlaufend, zu einem Fachwerk angeordnet ist, an dem wir Tausende von polygonalen oder auch mehr abgerundeten Kammern oder Kästchen unterscheiden. Indem sich letztere, sei es in der Längsaxe des Körpers (Gymnotus, Malapterurus) oder in dorso-ventraler Richtung (Torpedo) an einander reihen, entstehen förmliche prismatische Säulen, wie dies aus Fig. 98 zu ersehen ist.

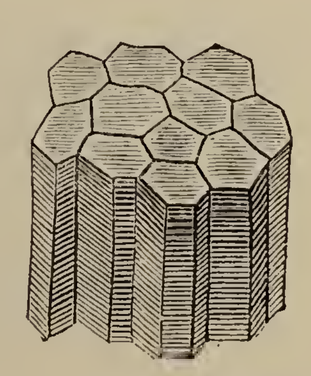


Fig. 98. Elektrische Säulen von Torpedo marmorata.

In dem zwischen den Kästchen resp. Säulen liegenden Bindegewebe verlaufen zahlreiche Gefässe und Nerven, welch letztere in ausserordentlich dicke Scheiden eingeschlossen sind und die je nach der Art des Fisches den allerverschiedensten Ursprung haben. So entspringen sie bei Torpedo aus dem in der Gegend des Nachhirns liegenden Lobus electricus; nur ein Ast kommt aus dem Trigeminus; bei sämmtlichen pseudoelektrischen Fischen, ebenso auch bei Gymnotus, wo über 200 Nerven zum elektrischen Organ treten, stammen sie vom Rückenmark und höchst wahrscheinlich stehen sie zu den, bei letzterem Fisch besonders stark entwickelten Vorderhörnern des Rückenmarks in nächster Beziehung. Sehr merkwürdig ist, dass die elektrischen Nerven des Zitterwelses jederseits von einer monströsen, in der Nähe des zweiten Cervicalnerven gelegenen Ganglienzelle entspringen, die sich bis gegen das Schwanzende des Thieres in eine enorme, immerwährend sich theilende Nerven-Primitivfaser fortsetzt. Letztere ist von einer dicken Scheide umgeben.

Erkundigen wir uns nun nach dem feineren histologischen Verhalten der peripheren Nervenenden, so werden wir dadurch zugleich auch auf die Definition jener Gebilde geführt, die man als elektrische- oder als Endplatten zu bezeichnen pflegt.

Ich kann bei der Schilderung summarisch verfahren, indem alle elektrischen Fische principiell hierin übereinstimmen.

Nachdem der im Kästchenseptum verlaufende Nerv unter immer zunehmender Verjüngung seine dicke Nervenscheide nach und nach verloren und er allmählig aufgehört hat, doppelt contourirt zu sein, schwillt er plötzlich keulenförmig an und zerfällt darauf in eine Unzahl von Primitivfasern, die sich baumartig feiner und feiner verästeln, ohne jedoch unter einander geschlossene Maschen zu bilden, so dass man von keinem eigentlichen Nervennetz sprechen kann. Bei Torpedo erfolgt die letzte Nervenausbreitung an der ventralen Seite jenes Gebildes, das man als elektrische Platte

bezeichnet (Fig. 99 *EP*), bei Gymnotus dagegen auf dessen hinterer, dem Schwanz zugekehrten Fläche. Bei Malapterurus endlich tritt der Nerv, wie bei Gymnotus, auch von hinten an die elektrische Platte heran, macht an ihr aber nicht Halt, sondern perforirt sie, um sich auf ihrer vorderen, dem Kopf zugekehrten Fläche zu verbreiten [1]). Man muss diese Differenz wegen der später zu besprechenden Richtung der elektrischen Schläge wohl im Auge behalten.

Die elektrische Platte stellt eine homogene, in frischem Zustand transparente Scheibe dar, die von einer besonderen Membran umgeben ist und in deren Innerem sich sternartige Zellen mit langen Fortsätzen finden. Ihre beiden Flächen (Fig. 99 *EP*) zeigen unregelmässige Erhabenheiten, die durch seichtere oder tiefere Einschnitte von einander getrennt sind und so dem Ganzen ein gelapptes Aussehen verleihen.

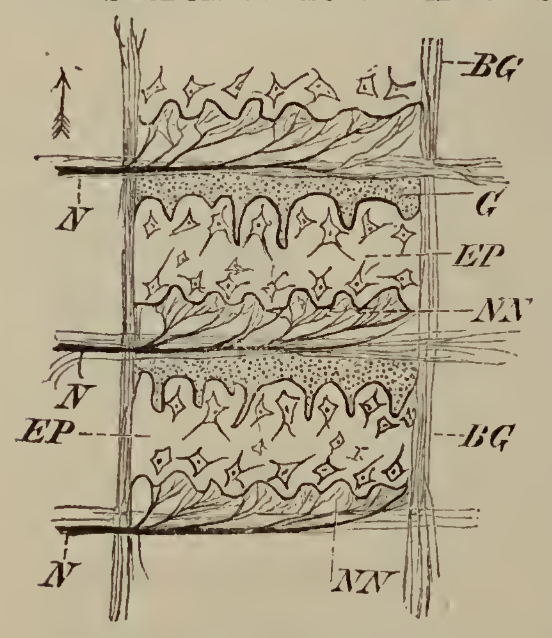


Fig. 99. Schnitt durch die elektrischen Kästchen. Starke Vergrösserung, halbschematisch. *BG* bindegewebiges Gerüste (Kästchenwände), *EP* elektrische Platten, *N* Nerv im Begriff, in die Septa der Kästchen einzutreten, *NN* letzte Endfasern des eingetretenen Nerven an der hinteren, beziehungsweise unteren Fläche je eines Kästchens, *G* Gallertgewebe, der Pfeil zeigt die Richtung gegen den Kopf, resp. gegen die Dorsalseite des Thieres an.

Indem nun diese Scheibe, die wir, wie oben schon erwähnt, als umgewandelte Muskelsubstanz aufzufassen haben, mit der anliegenden Nervenplatte untrennbar fest verwachsen ist, so geht daraus hervor, dass die elektrische Platte nicht, wie man früher glaubte, ein einheitliches Gebilde darstellt, sondern aus zweierlei Gewebselementen hervorgegangen zu denken ist. Das Kästchen wird durch sie nicht ganz ausgefüllt, sondern stets bleibt an ihrer oberen (Torpedo) resp. vordern (Gymnotus, Malapterurus) Fläche und der nächsten Kästchenwand ein Raum übrig, der von Gallertgewebe, oder da und dort auch nur von Flüssigkeit erfüllt ist (Fig. 99 *G*). Die Seite der elektrischen Platte, an welcher sich die Nerven-Endausbreitung findet, ist im Moment des Schlages elektronegativ, die entgegengesetzte elektropositiv und es ist deshalb bei der entgegengesetzten Anordnung der Theile bei Gymnotus und Malopterurus erklärlich, dass der elektrische Schlag bei diesen Fischen nicht in derselben, sondern in verschiedenen Richtungen, erfolgen muss; so bei Malopterurus vom Kopf gegen den Schwanz, bei Gymnotus aber in umgekehrter Richtung. Bei Torpedo geht der Schlag von unten nach oben.

---

1) Babuchin, der Malapterurus in frischem Zustande zu untersuchen Gelegenheit hatte, bestreitet die Durchbohrung der Platte durch den Nerv auf's Entschiedenste; ob mit Recht, müssen neuere Untersuchungen lehren.

Experimente haben gelehrt, dass alle elektrischen Fische gegen elektrische Ströme immun sind, doch hat dies seine Beschränkung, indem frei präparirte Muskeln und Muskelnerven, sowie die elektrischen Nerven selbst durch den Strom erregbar sind. „Die höchste und letzte Frage in Betreff der Zitterfische ist natürlich die nach dem Mechanismus, wodurch die elektrischen Platten vorübergehend in Spannung gerathen. Die Beantwortung dieser Frage, obschon vermuthlich nicht so schwierig, wie die der Frage nach dem Mechanismus der Muskelverkürzung, ist doch noch im weiten Felde.“ (Du Bois-Reymond.) Das Einzige, was man mit Sicherheit behaupten kann, ist das, dass sie unter dem Einfluss des Willens elektromotorisch werden.

Litteratur. Babuchin, *Uebers. der neueren Untersuchungen über Entwicklung etc. der elektrischen und pseudoelektrischen Organe. Arch. f. Anat. und Physiol. 1876.* E. Du Bois Reymond, *Gesammelte Abhandlungen zur allg. Muskel- und Nervenphysik. Bd. II.* A. Ecker, *Entwickl. der Nerven des elektr. Organs von Torpedo Galv. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. I. 1848.* *Derselbe, Unters. zur Ichthyologie. Freiburg 1857.*

E. Nervensystem.

In dem aus dem Ektoderm hervorgehenden **Nervengewebe** unterscheidet man 1) zellige, mit Fortsätzen versehene Elemente (Ganglienzellen), welche in eine Kittmasse (Neuroglia) eingelassen sind, 2) Fasern, welche aus jenen hervorwachsen und als sensible oder als motorische Leitungsbahnen figuriren. Sie können von einer zarten Hülle oder Scheide, dem sogenannten Neurilemm, umgeben werden.

Das Nervensystem zerfällt in das **centrale** (Gehirn und Rückenmark), **periphere** und **sympathische System.** Das erstere entsteht zuerst und zwar direkt aus dem Ektoderm, die beiden anderen legen sich erst später an.

I. Das Centralnervensystem.

1) Das Rückenmark.

(Medulla spinalis.)

Das centrale Nervensystem erscheint in seiner ersten Anlage als eine dorsal von der Chorda gelagerte Röhre (**Neuralröhre**), welche anfangs nur sehr dünne Wandungen besitzt und in einen dickeren vorderen, sowie in einen längeren und zugleich schlanke-

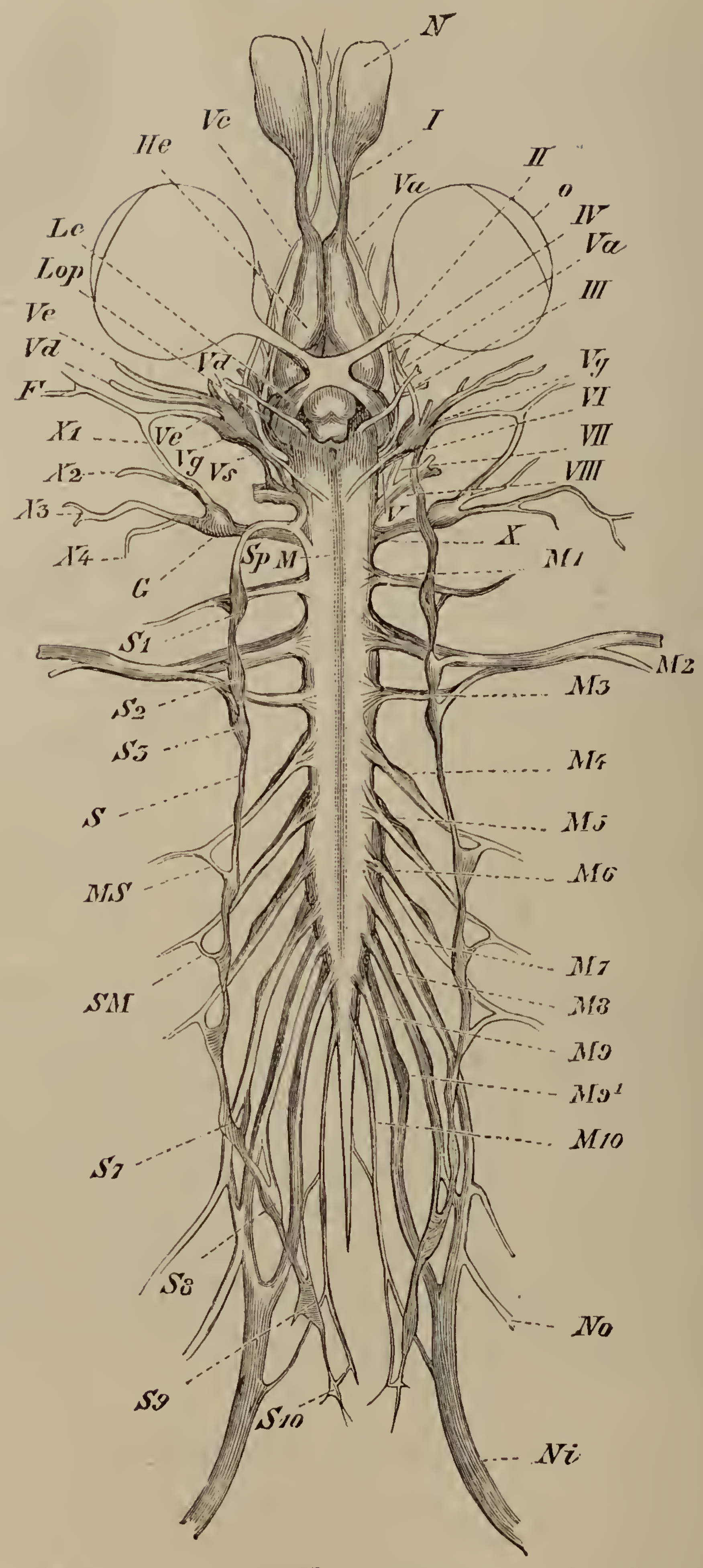


Fig. 100. Das gesammte Nervensystem des Frosches nach A. Ecker. *He* Grosshirnhemisphären (Vorderhirn), *Lob* Lobi optici (Mittelhirn), *M* Rückenmark, M^1—M^{10} Rückenmarksnerven, welche bei *SM* schlingenartige Verbindungen mit den Ganglien (S—S^{10}) des Sympathicus *S* eingehen, *No* Nervus obturatorius, *Ni* Nervus ischiadicus, *I*—*X* Erstes bis zehntes Hirnnervenpaar (die Namen sind aus dem Text zu entnehmen), *G* Ganglion N. vagi, *Vg* Ganglion Gasseri, *o* Bulbus oculi, *N* Nasensack, *Va*—*Ve* die verschiedenen Aeste des Trigeminus, *F* N. facialis, *Vs* Verbindung des Sympathicus mit dem Ganglion Gasseri, X^1—X^4 die verschiedenen Aeste des Vagus.

ren, hinteren Abschnitt zerfällt. Aus jenem geht das Gehirn, aus diesem das Rückenmark hervor und letzteres soll hier gleich näher besprochen werden.

In einem frühen Entwicklungsstadium steht das Lumen der Neuralröhre an seinem hinteren Ende mit dem Darmrohr in offener Verbindung (Fig. 8 *Dvi*) (Ductus neuro-entericus). Bald jedoch schwindet jene und das Rückenmark stellt dann einen, den Wirbelcanal bei weitem nicht ausfüllenden, cylindrischen, oder auch mehr oder weniger plattgedrückten, hohlen Strang dar, dessen Wände sich mehr und mehr verdicken, bis schliesslich im Centrum nur noch ein sehr enges, von Wimperzellen ausgekleidetes Lumen, der Canalis centralis, übrig bleibt.

Der Strang ist entweder von gleichmässiger Dicke oder er zeigt da, wo es sich um eine kräftigere Entwicklung der Extremitäten, also um Aussendung stärkerer Nerven handelt, an den betreffenden Stellen Anschwellungen, die man als Intumescentia brachialis und lumbo-sacralis bezeichnet. Ursprünglich in gleicher Länge wie das Wirbelrohr sich anlegend, bleibt das Rückenmark später häufig im Wachsthum hinter jenem zurück und erscheint dann wesentlich kürzer. In diesem Falle (Primaten, Chiropteren, Insectivoren, Vögel, anure Batrachier) strahlt es an seinem Ende in ein Nervenbüschel, die sogen. Cauda equina, auseinander; diese liegt meistens noch innerhalb des Wirbelcanales und lässt die Sacralnerven aus sich hervorgehen. Gleichwohl erstreckt sich auch unter solchen Verhältnissen noch eine axiale Verlängerung der Medulla weit nach hinten, allein dieselbe ist auf einen dünnen, fadenartigen Anhang reducirt (Filum terminale).

Der bilateral symmetrische Bau des Rückenmarkes spricht sich in einer an seiner Dorsal- und Ventralseite verlaufenden Längsfurche aus und denkt man sich die Austrittsstellen der dorsalen (sensiblen) und der ventralen (motorischen) Nervenwurzeln je untereinander durch eine Längslinie verbunden, so lässt sich jede Rückenmarkshälfte in drei Stränge, nemlich in untere (ventrale), seitliche (laterale) und obere (dorsale) zerfällen. Die menschliche Anatomie gebraucht hiefür die Bezeichnungen (Vorder-, Seiten-, und Hinterstränge.

Die äusseren Formverhältnisse des Rückenmarkes gewisser Fische (Orthagoriscus, Trigla), sowie die histologische Structur desselben bei höheren Wirbelthieren weisen darauf hin, dass das ungegliederte Rückenmark der Vertebraten aus einer gegliederten, paarigen Anlage hervorgegangen sein, dass es also phylogenetisch ein Stadium durchlaufen haben muss, welches nahe Verwandtschaft zu der Bauchganglienkette mancher Wirbellosen (Anneliden) besass.

Den feineren Bau betreffend, so lassen sich im Rückenmark stets zwei Substanzen, eine aus Fasern bestehende weisse und eine vorzugsweise aus multipolaren Ganglienzellen zusammengesetzte graue unterscheiden. Beide zeigen in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen bei verschiedenen Thiergruppen, wie auch nach ver-

schiedenen Regionen des Rückenmarkes, ein sehr wechselndes Verhalten, doch nimmt die weisse Substanz in der Regel eine mehr periphere, die graue dagegen eine mehr centrale Lage ein.

Die Häute des Rückenmarkes werden später behandelt werden.

2) Das Gehirn.

(Cerebrum.)

An jener vorderen verdickten Partie des Neuralrohres machen sich in sehr früher Zeit drei Auftreibungen bemerklich, die man als primitives Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen bezeichnet (Fig. 101 *I, II, III*).

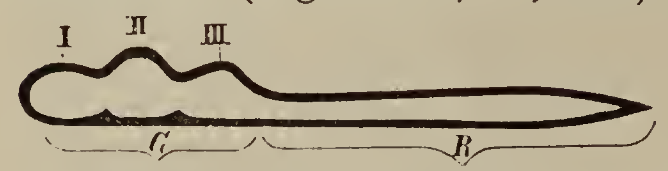


Fig. 101. Embryonalanlage des centralen Nervensystems (Schema). *G* Gehirn mit seinen drei primitiven Bläschen I, II, III), *R* Rückenmark.

Der Binnenraum entspricht den späteren Hirnhöhlen (Ventrikeln) und steht mit dem oben besprochenen Centralcanal des Rückenmarkes in direkter Communication. Indem sich nun später das primitive Vorderhirn und Hinterhirn in je zwei Bläschen differenziren, kommt es zur Fünfzahl. Von vorne nach hinten gezählt heissen nun die einzelnen Abschnitte **secundäres Vorderhirn** oder **Grosshirn, Zwischen-, Mittel-, Hinter-** und **Nachhirn.** Das Mittelhirn wird auch als Vierhügelregion (ein der menschl. Anatomie entlehnter Ausdruck) das Hinterhirn als Kleinhirn und das Nachhirn als verlängertes Mark (Medulla oblongata) bezeichnet.

Aus dem secundären Vorderhirn, welches durch eine von vorne her einschneidende Falte in zwei Halbkugeln (Hemisphären) zerfällt, gehen die Riechlappen hervor und indem sich basalwärts die Bläschenwand zu einem mächtigen Gangliencomplex verdickt, kann man letzteren als Stammzone dem übrigen Theil des Bläschens, welcher als Mantelzone (Pallium) bezeichnet wird, gegenüberstellen.

Dieser Hirntheil ist dazu berufen, in der Thierreihe die grösste Rolle zu spielen, denn von seiner geringeren oder grösseren Entfaltung hängt die niedrigere oder höhere geistige Stufe des Individuums ab.

Dem entsprechend werden wir ihn bei Säugern und vor Allem beim Menschen in höchster Ausbildung treffen. Letztere findet auch darin ihren Ausdruck, dass hier im Gegensatz zu den niederen Wirbelthieren, welche nur drei kleine, die Basaltheile des Gehirns verbindende Commissuren besitzen, beide Hemisphären mit einem Theil ihrer Medianfläche verwachsen und so zur Bildung jener grossen Commissuren-Systeme führen, die man als Balken (Trabs s. Corpus callosum) und als Gewölbe (Fornix) bezeichnet [1]).

1) Auch bei gewissen Reptilien ist schon ein Fornix spurweise angelegt.

Dazu kommt, dass, während die Aussenfläche der Hemisphären bei allen unter den Säugethieren stehenden Vertebraten in der Regel mehr oder weniger glatt erscheint, bei jenen Furchen (Sulci) und Windungen (Gyri) auftreten können. Sie beruhen auf Faltungen der grauen Rindenpartie (des „Rindengraus") und führen so zu einer mehr oder weniger starken Oberflächenvergrösserung derselben.

Aus dem Zwischenhirn gehen folgende Gebilde hervor:

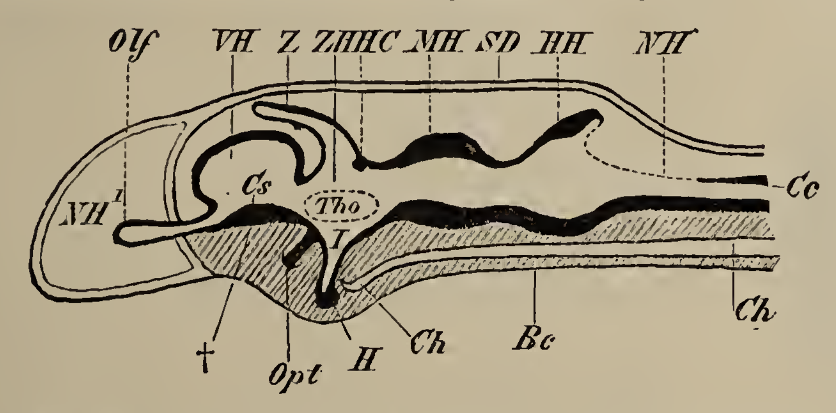


Fig. 102. Sagittalschnitt durch Schädel und Hirn eines (idealen) Wirbelthierembryos. Zum Theil nach Huxley. *Bc* Basis cranii, *Ch* Chorda dorsalis, *Ch*¹ vorderstes Ende derselben, *SD* Schädeldecke, *NH* Nasenhöhle, *VH* secundäres Vorderhirn, basalwärts mit dem Corpus striatum (*Cs*), nach vorne mit dem ausgestülpten Lobus olfactorius (*Olf*), *ZH* Zwischenhirn (primäres Vorderhirn), welches sich dorsalwärts zur Zirbel (*Z*) und basalwärts zum Infundibulum (*I*) sammt Hypophyse (*H*) ausgezogen hat. Nach vorne hat sich der Sehnerv (*Opt*) und in der Seitenwand der Sehhügel (*Tho*) angelegt. *HC* hintere Commissur, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Cc* Canalis centralis.

durch Verdickung der Seitenwände die Thalami optici oder Sehhügel, durch eine basalwärts erfolgende, paarige Ausstülpung die primären Augenblasen, beziehungsweise die Sehnerven (Fig. 102 *Tho, Opt.*), durch ein schlauchförmiges Auswachsen des Daches die Zirbeldrüse (Glandula pinealis s. Epiphysis) und endlich durch eine trichterartige Aussackung des Bodens der Trichter (Infundibulum) und ein Theil (hinterer Lappen) des Hirnanhanges (Hypophysis)[1]).

Der zweite Abschnitt (vorderer Lappen) des Hirnanhanges entsteht durch eine allmälige Abschnürung aus dem Epithel der primären Mundbucht und bildet sich später in ein drüsenartiges Organ um.

Die drei weiter nach hinten liegenden Hirnbläschen unterliegen, abgesehen vom Hinterhirn, welches sich bei höheren Typen, ähnlich wie das secundäre Vorderhirn, in zwei Seitentheile (He-

---

1) Ueber die Bedeutung der Epiphysis und Hypophysis sind die Meinungen noch sehr getheilt. Die einen Forscher betrachten die Epiphysis als ein Homologon des vorderen Neuroporus der Ascidien und Amphioxus-Embryonen, also als ein Umbildungsproduct einer letzten Verbindung des Hirns mit der Oberhaut. Andere wollen darin den letzten Rest eines Sinnesorganes und zwar in Anbetracht der mit den Augenblasen übereinstimmenden Entstehung den einer unpaaren Augenanlage erblicken.

Die Hypophysis soll nach neueren Untersuchungen einer praeoralen und dem entsprechend einer ursprünglich paarig auftretenden Kiemenspalte entsprechen.

misphären) und einen diese verbindenden mittleren unpaaren Abschnitt, den sogen. Wurm, differenzirt, keinem so starken Umbildungsprocess, als die zwei vordersten Hirnbläschen. Es sei deshalb nur noch darauf hingewiesen, dass das Nachhirn (Medulla oblongata) dessen Dach eine regressive Metamorphose eingeht, den Ursprungspunkt abgibt für die meisten Hirnnerven, ein Umstand, der für seine hohe physiologische Bedeutung schwer genug in die Wagschale fällt.

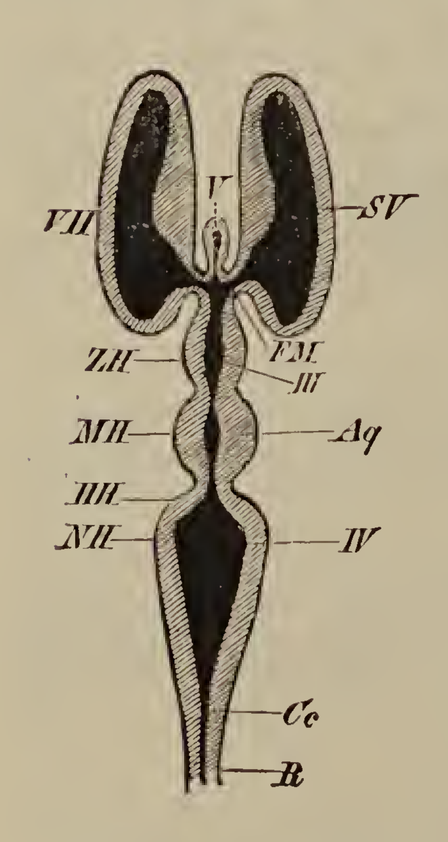


Fig. 103. Schema der Ventrikel des Wirbelthierhirnes. *VII* Secundäres Vorderhirn (Grosshirn - Hemisphären) mit den Seitenventrikeln *SV*, *ZH* Zwischenhirn mit dem dritten Ventrikel (*III*), in seiner Vorwärtsverlängerung liegt bei Säugethieren das paarige Septum pellucidum, welches den fünften Ventrikel (*V*) einschliesst. Durch eine enge Oeffnung (Foramen Monroi) stehen die Seitenventrikel mit dem III. Ventrikel in Communication (*FM*). *MH* Mittelhirn, welches den Verbindungskanal (Aquaeductus Sylvii) zwischen dem III. und IV. Ventrikel einschliesst (*Aq*). *HH* Hinterhirn, *HN* Nachhirn mit dem IV. Ventrikel (IV), *Cc* Canalis centralis des Rückenmarks (*R*).

Bei der weiteren Entwicklung des Gehirnes spielen sich nun noch folgende wichtige Vorgänge ab.

Die Wände der Hirnbläschen verdicken sich mehr und mehr, so dass der zu den Ventrikeln sich umgestaltende Binnenraum eine immer grössere Beschränkung erfährt.

Stets kann man ein in der Längsaxe des Gehirns liegendes, unpaares, sowie ein paariges Ventrikelsystem unterscheiden. Letzteres (Fig, 103 *SV*) liegt in den Hemisphären des Vorderhirns, ist unter dem Namen der Seitenventrikel (Ventriculus *I* und *II*) bekannt und kommunizirt jederseits durch eine Oeffnung, das Foramen Monroi (Figur 103 *FM*), mit dem unpaaren Ventrikelsystem. Letzteres besteht aus dem dritten, vierten und aus dem gleich näher zu schildernden fünften Ventrikel sowie aus der sogen. Wasserleitung (Aquaeductus Sylvii). Ueber die genaueren Details, wie namentlich über die Lagebeziehungen der einzelnen Ventrikel zu den verschiedenen Hirntheilen vergl. die Figur 103. Im engsten Anschluss an die Entstehung des Balkens und Gewölbes tritt zu den genannten Ventrikeln noch ein fünfter hinzu (Fig. 103 *V*). Er ist somit den übrigen nicht gleichwerthig, sondern fällt unter einen ganz anderen morphologischen Gesichtspunct.

Lagen nun Anfangs alle fünf Hirnbläschen in einer Horizontalen, so tritt jetzt im Lauf der Entwicklung die sogen. Hirnbeuge auf, d. h. die Bläschen beschreiben mit ihrer Axe einen ventralwärts offenen Bogen, so dass das Mittelhirn in einer gewissen Periode die höchste Kuppe desselben darstellt (Fig. 104). Man nennt dies die Scheitelbeuge *(SB)* und stellt ihr zwei weitere Beugestellen als Brücken- und Nackenbeuge gegenüber (Fig. 104 *BB*, *NB*). Dabei spielt sowohl das Schädelwachs-

thum als auch die rasch zunehmende Längenausdehnung des Gehirnes eine grosse Rolle. Es handelt sich theils um eine Art von Umkippen des Hirnrohres, theils wird dasselbe von hinten und vorne her zusammengeschoben und mannigfach gekrümmt.

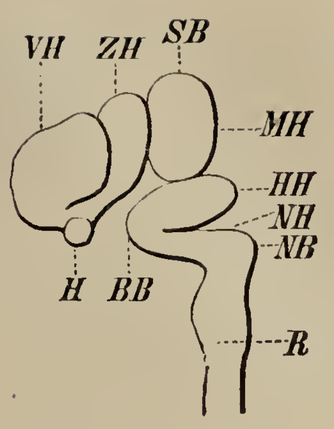


Fig. 104. Hirnbeuge eines Säugethiers. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn mit der basalwärts liegenden Hypophyse *H*, *MH* Mittelhirn, welches bei *SB* den höchst liegenden Theil des gesammten Hirnrohres, die sog. „Scheitelbeuge", repräsentirt. *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, bei *NB* die „Nakkenbeuge" bildend. An der vorderen Circumferenz des Ueberganges von *HH* in *NH* entsteht die „Brückenbeuge". *R* Rückenmark.

Während nun diese Krümmungen bei Fischen und Amphibien später wieder so gut wie ganz ausgeglichen werden, persistiren sie mehr oder weniger stark bei höheren Typen, wie vor Allem bei den Säugern. Hier werden die ursprünglichen Verhältnisse namentlich auch dadurch noch complicirt, dass die Hemisphären des secundären Vorderhirnes eine gewaltige Ausdehnung erreichend nach hinten wachsen und so sämmtliche übrigen Hirntheile allmälig überlagern. Dieser Zustand wird am vollkommensten beim Menschen erreicht. In Folge dessen wird aus der ursprünglichen Hintereinanderlagerung der einzelnen Hirnabschnitte eine derartige Uebereinanderlagerung, dass das Zwischen-Mittel — Hinter- und Nachhirn basalwärts von den Grosshirnhemisphären zu liegen kommen.

Hirn- und Rückenmarkshäute.

Aus der Differenzirung einer indifferenten, zwischen den Centralorganen des Nervensystems und den umgebenden Skelettheilen gelegenen Bindegewebsschicht gehen die Umhüllungsmembranen des Gehirnes hervor. Bei Fischen unterscheidet man nur zwei Häute, eine die Innenfläche der Schädelkapsel überziehende **Dura-** und eine das Gehirn bedeckende **Pia mater.** Letztere entspricht zugleich der **Arachnoidea** der höheren Wirbelthiere und diese ist also hier noch nicht als besondere Haut differenzirt. Beide führen Gefässe und zwar dient die erstere als Matrix, d. h. als Perichondrium resp. als Periost der Schädelkapsel, letztere dagegen, welche ungleich gefässreicher ist, hat es mit der Ernährung des Gehirnes selbst zu schaffen. Die Dura mater besteht aus zwei Lamellen, die aber nur bei niederen Wirbelthieren im Bereich des ganzen Centralnervensystems getrennt bleiben. Bei höheren Vertebraten persistirt die Doppelnatur nur deutlich im Bereich der Wirbelsäule, im Schädel dagegen kommt es zur Verwachsung. Da nun das Gehirn der Fische die Schädelkapsel lange nicht ausfüllt, so liegt zwischen beiden ein grosser pericerebraler, beziehungsweise perimedullarer Lymphraum und dieser entspricht dem sogen. Subduralraum der höheren Wirbelthiere.

Eine Differenzirung jener primären Gefässhaut des Gehirnes in Pia und Arachnoidea geht so vor sich, dass sie sich an jenen

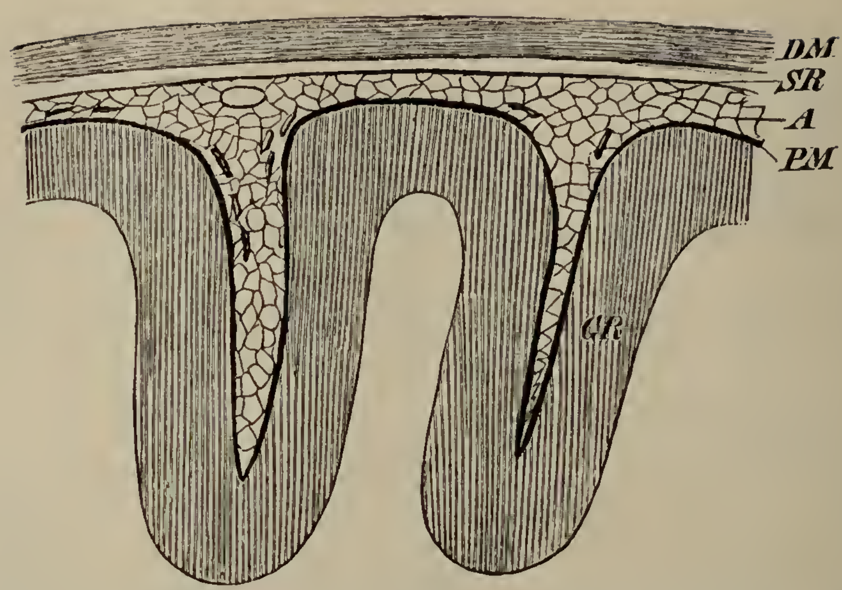


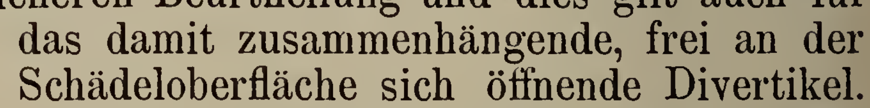
Fig. 105. Hirnhäute des Menschen (nach Schwalbe). *DM* Dura mater, *SR* Subduralraum, *A* Arachnoidea, *PM* Pia mater, *GR* Graue Rindensubstanz des Gehirns.

Stellen, wo tiefere Einschnitte zwischen einzelnen Hirntheilen vorkommen, in zwei Lamellen trennt, wovon nur die tiefere dem Gehirn fest anhaftet und in Form der Telae chorioideae und Plexus chorioidei auch in die Ventrikel eindringt, während sich die oberflächliche über den Einschnitt hinüberspannt.

So entsteht also zwischen beiden ein lymphoider Spaltraum, das sogen. Cavum subarachnoideale, welches jedoch niemals den Grad der selbständigen Differenzirung erreicht, wie der Subduralraum.

Fische.

An Stelle eines Gehirnes liegt bei **Amphioxus** nur eine conische, eine ventrikelartige Höhle einschliessende Auftreibung des vorderen Rückenmarkendes. Ihre morphologische Bedeutung entzieht sich vorderhand jeder sicheren Beurtheilung und dies gilt auch für das damit zusammenhängende, frei an der Schädeloberfläche sich öffnende Divertikel.



Die **Cyclostomen** zeigen eine sehr niedere, in mancher Beziehung auf rein embryonalem Typus stehen bleibende Entwicklungsstufe des Gehirns (Fig. 106). Dies gilt in erster Linie für das Gehirn des

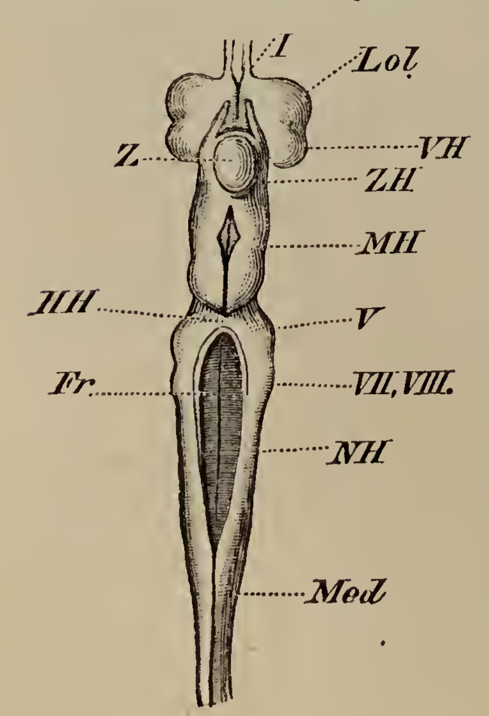


Fig. 106. Hirn von Amocoetes, dorsale Ansicht, *Lol* Lobi olfactorii mit den Riechnerven (*I*), *VH* Stammtheil des Vorderhirns, *ZH* Zwischenhirn mit der Zirbeldrüse (*Z*), *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, lateralwärts davon die Ursprungsstelle des Trigeminus (*V*), *NH* Nachhirn mit der Fossa rhomboidalis (*Fr*) und der Ursprungsstelle des Facialis und Acusticus (*VII*, *VIII*), *Med* Medulla spinalis.

Ammocoetes, welches sich durch eine schlanke, lang gestreckte Gestalt auszeichnet. Die einzelnen Hirnbläschen liegen in fast rein horizontaler Richtung hintereinander und das Interessanteste ist das, dass der in der Einleitung als Manteltheil oder Pallium bezeichnete Abschnitt des secundären Vorderhirnes nur aus einer zusammenhängenden, einschichtigen Lage von Epithelzellen besteht. Diese wird an ihrer Dorsalfläche von der Pia mater überzogen und es handelt sich also hier — und dasselbe gilt auch für das secundäre Vorderhirn der Knochenfische — um ein Verharren auf jener niederen Entwicklungsstufe, wo das Grosshirn noch eine dünnwandige, dorsalwärts noch unpaare, d. h. noch durch keine Mantelspalte in zwei Hälften getheilte Blase darstellt. Auf der Figur 106 ist der Manteltheil entfernt, dagegen ist bei *VH* der Stammtheil des Grosshirnes mit seiner freien Höhlenfläche, dem Corpus striatum, erhalten. Vorne schliessen sich an letzteres die Riechlappen *(Lol)* an.

Von auffallender Länge ist das Hinter- und Nachhirn, so dass das Gehirn des Ammocoetes einen spinalen Habitus besitzt. Im Gegensatz dazu erscheinen die einzelnen Hirntheile von Petromyzon und Myxine mehr zusammengeschoben und in die Breite entwickelt. Bei keinem Cyclostomen durchbricht die Epiphysis die Schädeldecken.

Selachier. Wie das Gehirn der Cyclostomen, so stellt auch dasjenige der Selachier einen besonderen, in sich abgeschlossenen Entwicklungstypus dar, allein es kommt hier zu einer viel reichlicheren Ausgestaltung der einzelnen Hirnregionen, als wir sie dort beobachtet haben. Nach der äusseren Form kann man zwei grosse Gruppen von Selachiergehirnen aufstellen. Die eine, welche durch die Spinaces, Scymni und Notidani dargestellt wird, zeichnet sich durch ein sehr schlankes, in die Länge gestrecktes, der übrige Theil der Selachier dagegen durch ein gedrungeneres, in seinen einzelnen Theilen mehr zusammengeschobenes Gehirn aus. Fast bei allen Haien prävalirt das secundäre Vorderhirn durch bedeutende Grösse über alle übrigen Hirnabschnitte. An sein Vorderende schliessen sich die in ihrer Länge grossen Schwan-

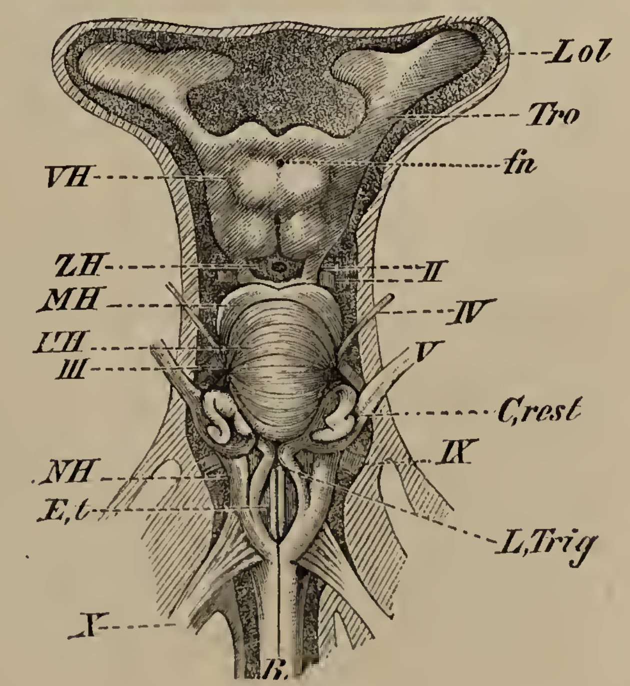


Fig. 107. Gehirn von Galeus canis in situ, Dorsalansicht. Nach Rohon. *Lol* Lobus olfactorius, *Tro* Tractus nervi olfactorii, *VH* Vorderhirn, bei *fn* mit einem Foramen nutritium (Gefässloch) versehen, *ZH* Zwischenhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *II* N. opticus, *III* N. oculomotorius, *IV* N. trochlearis, *V* Trigeminus, *L,Trig* Lobus Trigemini, *C,rest* Corpus restiforme, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *E,t* Eminentiae teretes.

kungen unterliegenden Tractus nervi olfactorii an und diese gehen nach vorne in die mächtigen Riechlappen sowie schliesslich in die Nervi olfactorii über (Fig. 107 *Tro, Lol*).

Das zwischen Vorder- und Mittelhirn wie eine schmale Comissur eingekeilte Zwischenhirn wächst an seinem Dach zu einer kamin- oder röhrenartigen Epiphyse aus, die eine solche Länge erreichen kann, dass sie das Vorderende des Gehirnes noch um eine grosse Strecke überragt. Mit seinem Vorderende dringt der Zirbelschlauch bis in die Schädeldecke hinein.

Am Boden des Zwischenhirnes liegen zwei Paare von kleinen Lappen, die man als Lobi inferiores und als Saccus vasculosus oder Processus infundibuli bezeichnet. Sie stehen wahrscheinlich in genetischen Beziehungen zum Infundibulum oder vielleicht auch zur Hypophyse.

Das Hinterhirn stellt bei Selachiern immer einen sehr mächtigen Hirntheil dar, der in mehrere hinter einander liegende Blätter oder Lappen zerfallen (Fig. 107 *HH*) und das Nachhirn mehr oder weniger weit überlagern kann. Letzteres ist bei Haien ein langgestreckter, cylindrischer Körper (Fig. 107 *NH*), während es bei Rochen mehr zusammengezogen und dreieckig erscheint. Auf dem Bodengrau des IV. Ventrikels liegen beim Zitterrochen die eine Menge riesiger Ganglienzellen einschliessenden Lobi electrici. Ueber die weiteren Details, wie z. B. über die Corpora restiformia und die Lobi Trigemini vergl. die Figur 107.

Teleostier. Habe ich im Vorstehenden das Gehirn der Cyclostomen und der Selachier als einen in sich abgeschlossenen Entwicklungstypus bezeichnet, so gilt ganz derselbe Satz auch für das Gehirn der Teleostier.

Dieses füllt, wie das für die meisten, ja fast für alle Fische gilt, das Cavum cranii lange nicht aus, sondern wird, wie schon oben bei der Lehre von den Hirnhäuten entwickelt wurde, in der Regel durch eine mehr oder weniger starke Schicht einer fett- und lymphartigen Flüssigkeit von den Schädeldecken getrennt.

Der unter den verschiedenen Teleostiergruppen bestehende Formenreichthum des Gehirnes ist ausserordentlich gross, ja weitaus der grösste unter allen Wirbelthieren. In Folge davon ist es schwer, ein übersichtliches Gesammtbild zu entwerfen und es soll deshalb nur das Wesentlichste hervorgehoben werden.

Nie erreicht das Teleostierhirn die Grössenentwicklung des Selachiergehirnes. Der Manteltheil des Grosshirnes bleibt, wie früher schon bemerkt, auf früher embryonaler Stufe stehen und kommt in physiologischer Beziehung kaum in Betracht; das Fischhirn arbeitet vielmehr wahrscheinlich nur als Reflexmaschine und die im Rindengrau höherer Vertebraten sich abspielenden psychischen Processe sind hier mit fast absoluter Sicherheit auszuschliessen.

Die weitaus mächtigsten Abschnitte bilden das Mittel- und

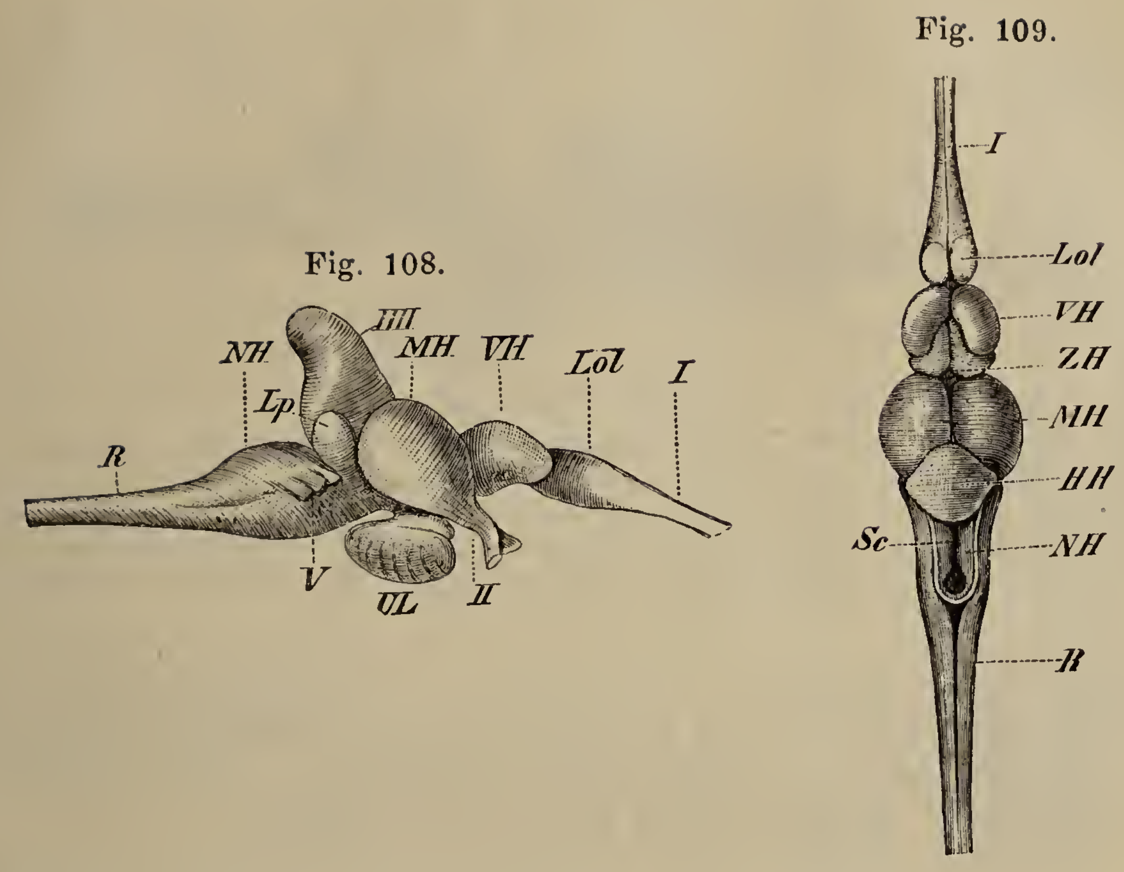


Fig. 108. Gehirn von Perca Schraetser, Seitenansicht.
Fig. 109. Gehirn von Perca Schraetser, Ventralansicht.
Lol Lobus olfactorius, *VH* Vorderhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *I* N. olfactorius, *II* N. opticus (Chiasma), *V* Trigeminus, *UL* Lobi inferiores, *Sc* Sulcus centralis in der Tiefe der Rautengrube, *Lp* Lappige Hervorragung an der Seitenfläche des Hinterhirns von Perca Sch. (Lobi posteriores).

Hinterhirn (Fig. 108 und 109 *MH, HH*), das Zwischenhirn dagegen erscheint zwischen Vorder- und Mittelhirn in die Tiefe gerückt (Fig. 109 *ZH*) und kann deshalb leicht übersehen werden.

Die bei Selachiern nur ausnahmsweise vorkommende Einschiebung des Hinterhirnes in den Ventrikel des Mittelhirnes ist bei Teleostiern zur Regel geworden, doch herrschen dabei starke graduelle Unterschiede. Die Zirbeldrüse weicht von derjenigen der Selachier und Ganoiden principiell nicht ab, doch erstreckt sie sich nicht immer in die Schädeldecken hinein, sondern macht häufig schon innerhalb der Hirnhäute halt.

Wie bei Selachiern, so existiren auch bei Teleostiern in Verbindung mit dem Infundibulum die Lobi inferiores sowie der Saccus vasculosus. Letzterer ist von drüsig-cavernösem Bau und schickt seinen Ausführungsgang in das Infundibulum hinein („Infundibulardrüse").

Ganoiden, Dipnoër, Amphibien. Wenn man absieht von dem nach dem Teleostiertypus gebauten Gehirn von Lepidosteus und Amia, so lässt sich für das Ganoiden-, Dipnoër- und Urodelen-Gehirn ein gemeinsamer Grundplan nicht in Abrede stellen; sie bilden hierin gewissermassen eine Gruppe, nähern sich aber in

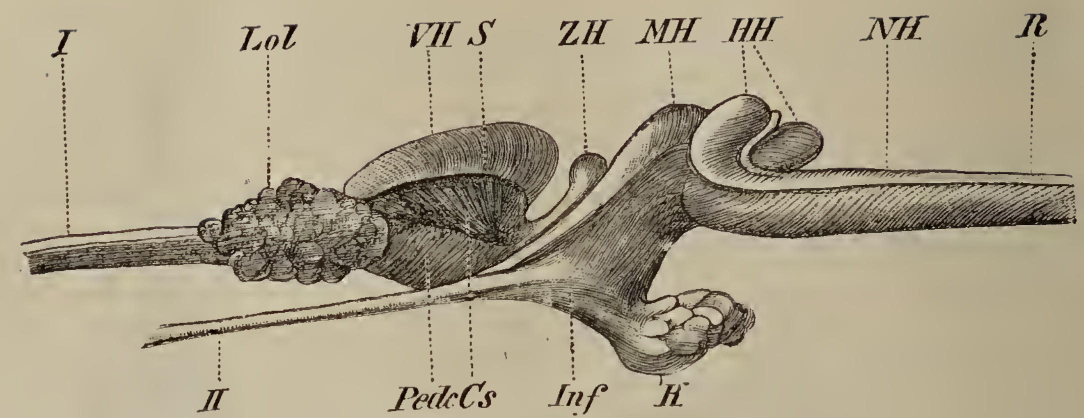


Fig. 110. Gehirn von Polypterus bichir, Seitenansicht. Altes Exemplar. *I* N. olfactorius, *II* N. opticus, *Lol* Lobus olfactorius, *VII* Vorderhirn, bei *S* seitlich gespalten, basalwärts mit den Pedunculi cerebri (*Pedc*), welche bei *Cs* in die Hemisphäre ausstrahlen, *ZH* Zwischenhirn, basalwärts davon das Infundibulum (*Inf*) mit der Hypophyse (*H*), *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark.

Manchem dem Gehirn der Petromyzonten. Alle zeichnen sich durch stattliche Entwicklung des Grosshirnes aus, während das Hinterhirn nur eine kleine querziehende Marklamelle am vorderen Ende des Nachhirnes darstellt (Fig. 110 u. 111 *HH*).

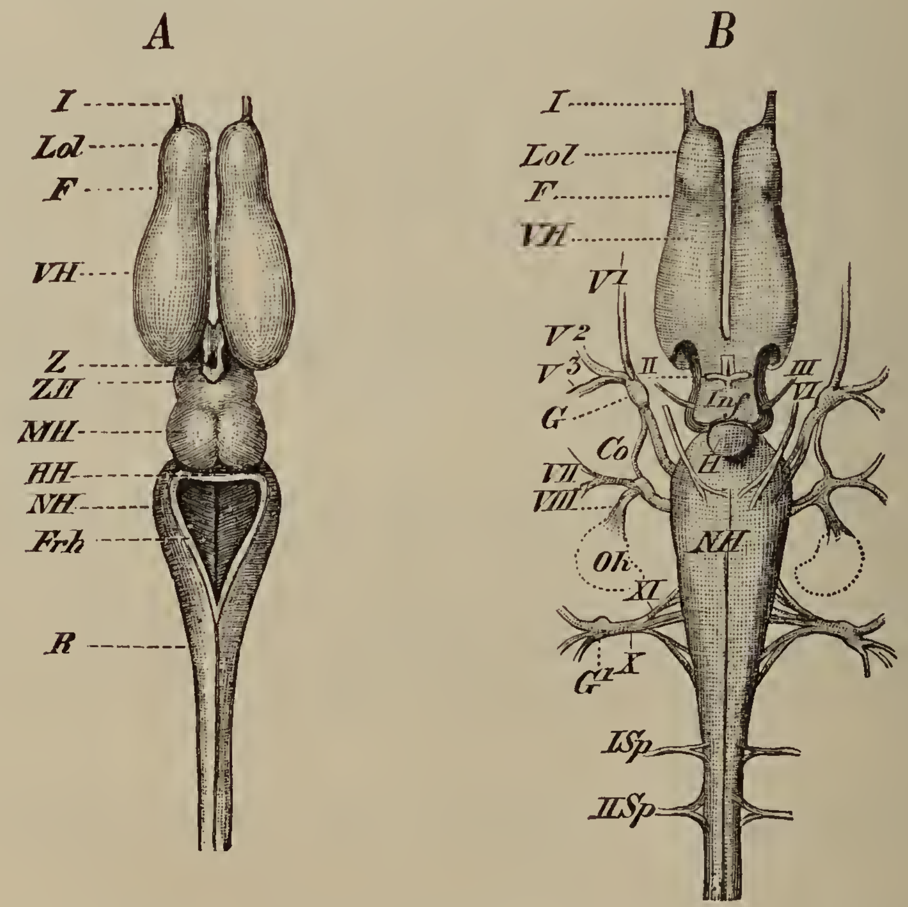


Fig. 111. *A* dorsale, *B* ventrale Ansicht des Gehirns von Salamandra maculata. *VH* Vorderhirn mit dem durch eine Furche (*F*) von ihm abgesetzten Lobus olfactorius (*Lol*), *ZH* Zwischenhirn mit der Zirbel (*Z*), dem Infundibulum (*Inf*) und der Hypophyse (*H*), *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mit der Fossa rhomboidalis (*Frh*), *R* Rückenmark, *I* Olfactorius, *II* Opticus mit seinem Chiasma, *III* Oculomotorius, V^1, V^2, V^3 Ramus primus, secundus und tertius Trigemini, welche aus dem Gasser'schen Ganglion (*G*) entspringen, *Co* Verbindungsfaden zwischen Trigeminus- und Facialis-Wurzel, *VI* Abducens, *VII* und *VIII* Facialis und Acusticus aus einer gemeinsamen Wurzel entspringend, *Oh* Ohrblase, *IX*, *X* Glossopharyngeus-Vagus-Gruppe, G^1 Vagusganglion, *ISp*, *IISp* erster und zweiter Spinalnerv (Hypoglossus).

Das Mittelhirn ist stets paarig, gut entwickelt, schliesst den engen Aquaeductus Sylvii ein und strahlt seitlich in den Tractus opticus aus. Das Zirbelende erstreckt sich zuweilen (Acipenser, Ceratodus) noch in die Schädeldecken hinein und das Zwischenhirn selbst liegt dorsalwärts nie sehr weit zu Tage, doch ist dies bei Urodelen in ungleich höherem Grad der Fall, als bei Gymnophionen und Anuren, wo die einzelnen Hirntheile, wie namentlich die mächtig entwickelten Hemisphären und das stark verbreiterte Mittelhirn (Fig. 112 *VH, MH*) viel mehr zusammengeschoben sind, als bei Urodelen und Ganoiden [1]).

Das Anuren-, noch viel mehr aber das Gymnophionenhirn erhebt sich überhaupt auf eine viel höhere Stufe, als das der Urodelen, welch' letzteres noch viel fischähnlicher ist. So fliessen z. B. bei Rana die Hemisphären im Bereich der Lobi olfactorii medianwärts zusammen, während sie bei Urodelen und Protopterus bis zum Monroi'schen Loch nach hinten gespalten bleiben. Bei Ceratodus fliessen die Hemisphären dorsalwärts, bei Ganoiden ventralwärts zusammen.

Fig. 112. Gehirn von Rana esculenta, von der Dorsalseite. *VH* Vorderhirn, durch eine Furche (*f*) von den Lobi olfactorii (*Lol*) abgesetzt, *I* Riechnerv, *ZH* Zwischenhirn mit der Zirbel *Z*, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Frh* Fossa rhomboidalis.

Riechlappen können sehr stattlich (Amphibien, Polypterus, Ceratodus) oder nur mässig (Sturionen), oder endlich gar nicht entwickelt sein (Protopterus).

Reptilien. Hier erreicht das Gehirn schon eine wesentlich höhere Entwicklungsstufe und zwar spricht sich dieselbe am deutlichsten dadurch aus, dass sich die einzelnen Partieen mehr übereinander thürmen und dass die Hemisphären unter bedeutender Entwicklung des Mantel- und Stammtheiles eine viel stärkere Ausdehnung gewinnen. Ersteres tritt am meisten hervor bei Agamen und Ascalaboten, letzteres bei Schlangen, Schildkröten und Crocodiliern. Wer mit der Anatomie des Schädels vertraut ist, wird sich alles dies gut erklären können und ich verweise deshalb auf jenen Passus der Einleitung zum Kopfskelet, wo ich von einer interorbitalen Einschnürung des Schädelrohres gehandelt habe.

1) Bei Anuren verlängert sich die Zirbel, ähnlich wie bei Selachiern, in einen langen Schlauch, welcher sich aber mit seinem Vorderende nicht nur in die Schädeldecken einsenkt, sondern (in foetaler Zeit) bis zur äusseren Haut vordringt. Später unterliegt er einer regressiven Metamorphose.

Eine ungleich niedrigere Organisation besitzt das Gehirn der Lacertilier und Blindschleichen. Hier sind die Hemisphären sehr schmal, birnförmig und alle Theile sind mehr in die Länge gestreckt, schlanker und in Folge dessen noch urodelenähnlicher (Fig. 113 *A* und *B*). Ein Lobus olfactorius scheint nur den Crocodiliern zu fehlen.

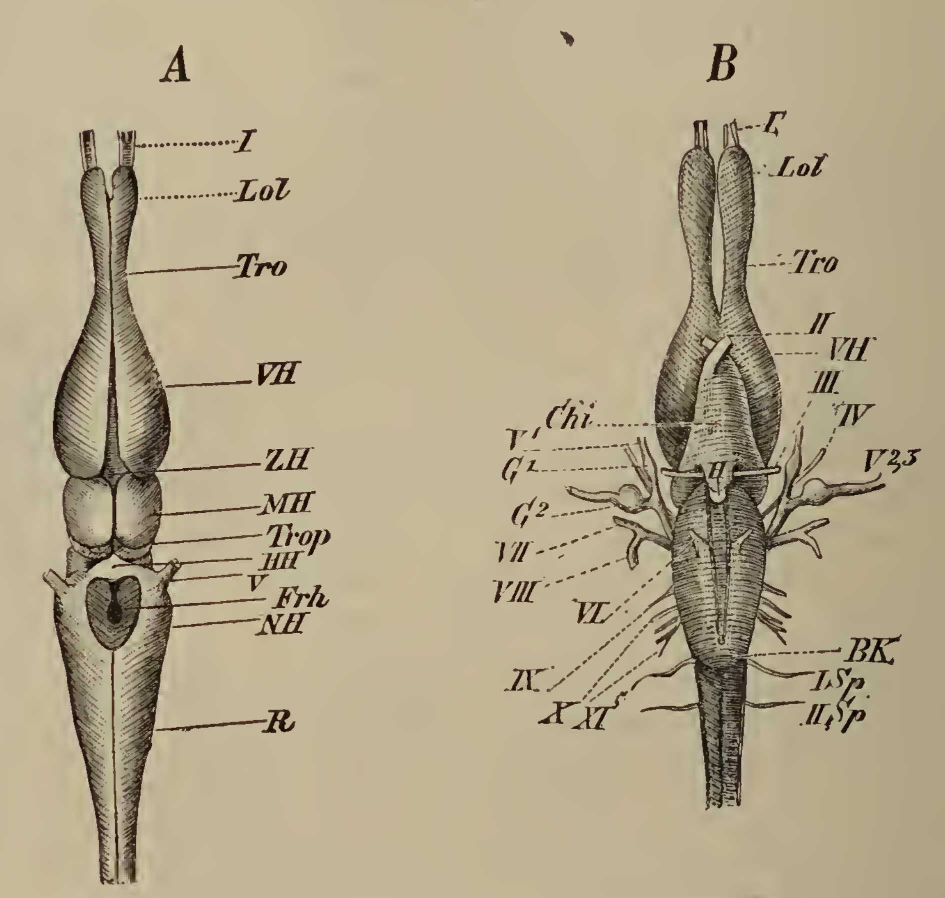


Fig. 113. Gehirn von Anguis fragilis, *A* dorsale, *B* ventrale Ansicht. *VH* Vorderhirn, nach vorne in die Tractus olfactorii (*Tro*) und die Lobi olfactorii (*Lol*) sich verjüngend, *ZH* Zwischenhirn mit Hypophyse (*H*), *MH* Mittelhirn, hinten von der Wurzel der Tractus n. optici (hinteres Vierhügelpaar) *Trop* umklammert, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mit Fossa rhomboidalis (*Frh*), *R* Rückenmark, *I* Olfactorius, *II* Opticus mit Chiasma (*Chi*), *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, V^1 erster Ast des Trigeminus mit seinem eigenen Ganglion (G^1), V^2, ^{3} zweiter und dritter Ast des Trigeminus, aus einer gemeinsamen Wurzel resp. Ganglion (G^2) entspringend, *VI* Abducens, *VII*, *VIII* Facialis und Acusticus, aus einem gemeinschaftlichen Stamme entstehend, *IX*, *X*, *XI* Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius Will, *ISp*, *IISp* erster und zweiter Spinalnerv, *BK* Brückenkrümmung.

Das Zwischenhirn ist stets in die Tiefe gesenkt und von der Dorsalseite kaum oder gar nicht sichtbar. Dagegen entwickelt es ein deutliches Infundibulum, sowie eine Epiphyse, die sich bei Lacertiliern, ganz wie bei Anuren, in der Foetalzeit noch bis in die Schädeldecken hinein erstreckt, später aber eine Abschnürung und Rückbildung erfährt.

Das Mittelhirn, von dem die Tractus optici ausstrahlen, stellt immer einen starken, paarigen Abschnitt dar, und das Hinterhirn lässt eine dickere Mittel- und zwei lappen- oder flügelartige Seitenpartieen unterscheiden. Es legt sich häufig klappenartig eine Strecke weit über die Rautengrube und erreicht seine

grösste Entwicklung bei Crocodiliern (Fig. 114 *HH*).

Das D i n o s a u r i e r g e h i r n muss, nach den Steinausgüssen der Schädelhöhle zu urtheilen, viel näher mit dem der Lacertilier, als mit dem der Vögel verwandt und ausserordentlich nieder organisirt gewesen sein. Das Genus S t e g o s a u r u s besass das relativ kleinste Gehirn unter allen landlebenden Wirbelthieren.

Vögel. Hier erreicht das Vorderhirn schon eine so beträchtliche Ausdehnung, dass es dorsalwärts von den übrigen Hirntheilen zu liegen kommt, die Zirbeldrüse nach hinten umbiegt und nur das Hinterhirn noch frei, d. h. unbedeckt lässt (Fig. 115 *A* und *B*, *VH*, *HH*).

Letzteres besteht aus einer starken, wurmartig gekrümmten Mittel- und aus zwei, nach Form und Grösse ungemein schwankenden Seitenpartieen (Flocculi). Es überlagert nach hinten zu vollständig die Rautengrube.

Das M i t t e l h i r n ist in seinen beiden Hälften auseinander- und nach abwärts gerückt, so dass diese seitlich in die vom Vorder-, Hinter- und Nachhirn begrenzte Bucht zu liegen kommen (Fig. 115 *MH*). Lobi olfactorii sind da, wo sie überhaupt vorkommen, nur schwach entwickelt. Das im Innern der Hemisphären liegende Corpus striatum (Stammtheil) ist so gewaltig entwickelt, dass es weitaus die Hauptmasse des betr. Hirnabschnittes ausmacht.

Fig. 114. Gehirn des A l l i g a t o r s von der Dorsalseite, nach Rabl-Rückhard. *VH* Vorderhirn, *Z* Zirbeldrüse, *MH* Mittelhirn, *HH* und *HH*[1] Mittel- und Seitenpartieen des Hinterhirnes, *Frh* Fossa rhomboidalis des Nachhirnes, umgeben von den Eminentiae acusticae (*Eac*), den Taeniae medullares *T*, dem Obex (*Ob*) und der Clava (*Cl*), *I* Olfactorius, *II* Opticus, *IV* Trochlearis, *V* Trigeminus, *VIII* Acusticus, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *XI* Accessorius Will., *ISp*, *IISp* erster und zweiter Spinalnerv.

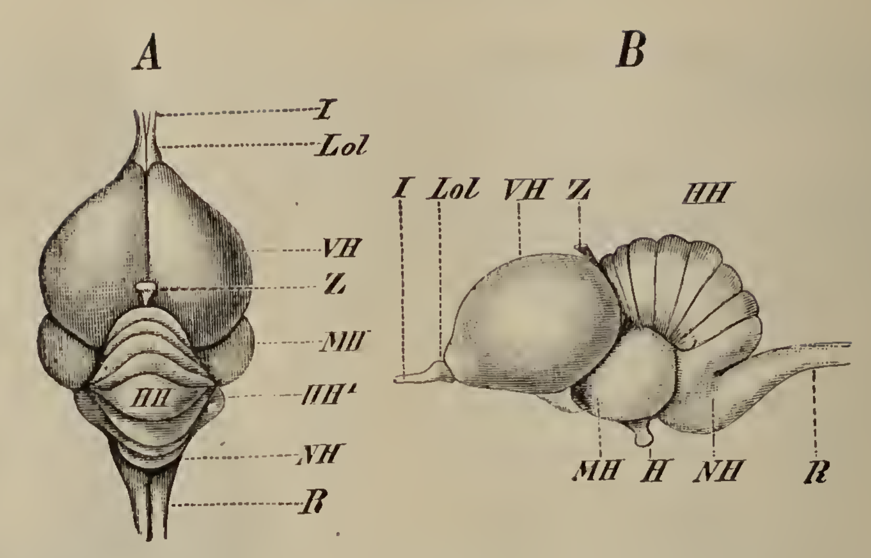


Fig. 115. Hirn der Taube. *A* von oben, *B* von der Seite. *VH* Vorderhirn, *Z* Zirbel, *MH* Mittelhirn, *HH*, *HH*¹ Hinterhirn (Vermis und Partes laterales), *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *H* Hypophyse, *I* N. olfactorius, *Lol* Lobus olfactorius.

Die der Kreideperiode angehörigen Zahnvögel, mit Hesperornis an der Spitze, besassen ein sehr niedrig organisirtes, reptilienähnliches Gehirn, mit kleinen Hemisphären und grossen Lobi olfactori. Der jurassische Archaeopteryx erfreute sich eines höher entwickelten, vogelähnlicheren Gehirns.

Säuger. Während hier in manchen Fällen (Marsupialier, Nager und Insectivoren) das Mittel- und Hinterhirn noch frei zu Tage liegen kann, kommt es, wie dies in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung schon angedeutet wurde, bei den Primaten von Seiten des Grosshirns zu einer immer vollständigeren Ueberlagerung aller übrigen Hirnabschnitte. Ein sehr characteristisches Merkmal des Säuger-Gehirns liegt in dem Auftreten der grossen Commissuren zwischen beiden Hemisphären, die man als Balken und Gewölbe (Trabs s. Corpus callosum und Fornix) bezeichnet; ferner in der Lappung und mannigfaltigen, nach den verschiedenen Hauptgruppen der Säugethiere wechselnden Furchung der Hemisphären. In Folge dessen unterscheidet man am Primatengehirn einen Lobus frontalis, parietalis, occipitalis, temporalis und centralis[1]). Letzterer ist der von uns bisher unter dem Namen des Stammtheils des secundären Vorderhirns, d. h. der Hemisphären, aufgeführte Abschnitt. Ueber die Ursache der Furchung und Lappung, sowie über die Hirnbeuge vergl. die entwicklungsgeschichtliche Einleitung.

Der von den Reptilien an sich kundgebende, bei Vögeln aber schon viel deutlicher werdende Zerfall des Hinterhirns (Kleinhirns) in einen mittleren und zwei seitliche Abschnitte, ist bei den Säugethieren noch viel stärker ausgeprägt. Jener wird nemlich hier

1) Dieser Zerfall in einzelne Lappen führt auch zu einer schärferen Differenzirung der Hemisphären-Ventrikel, so dass man an ihnen einen vorderen, hinteren und unteren Abschnitt (Cornu anterius, posterius und inferius) unterscheiden kann.

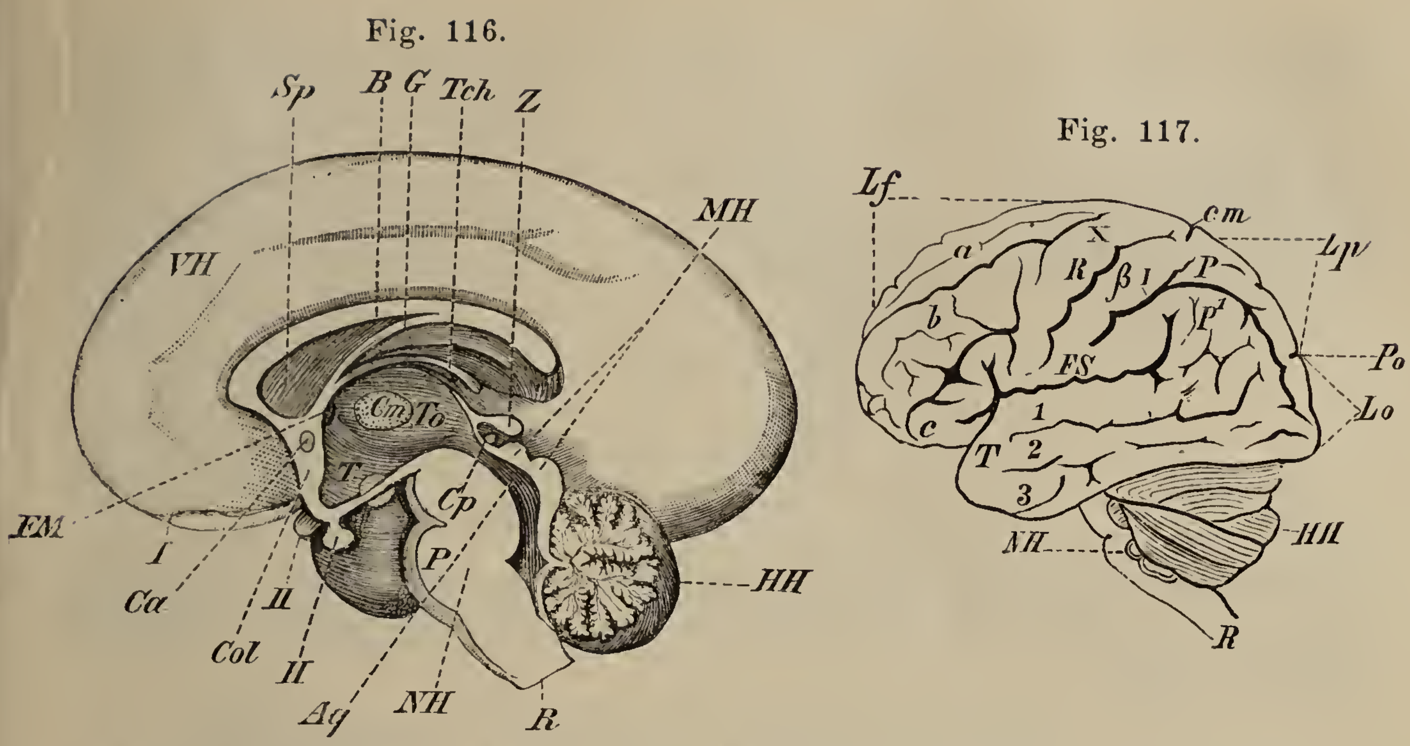


Fig. 116. Gehirn des M e n s c h e n, Medianschnitt. Zum grössten Theil nach R e i c h e r t. *VH* Vorderhirn, *To* Thalamus opticus (Zwischenhirn) mit der mittleren Commissur *Cm*, *Z* Zirbel, *T* Trichter (Infundibulum), *H* Hypophyse, *MH* Mittelhirn mit dem Aquaeductus Sylvii *Aq*, nach vorne davon die hintere Commissur *Cp*, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mit Pons *P*, *R* Rückenmark, *B* Balken, *G* Gewölbe, welches nach vorne und abwärts zu den Columellae *Col* ausläuft; vor diesen bei *Ca* die vordere Commissur. zwischen ihnen und dem Sehhügel (*To*) das Foramen Monroi *FM*, *Tch* Tela chorioidea, *I* N. olfactorius, *II* N. opticus.

Fig. 117. Hirnwindungen des M e n s c h e n, nach A. Ecker.

Lf — Lobus frontalis
Lp — Lobus parietalis
Lo — Lobus occipitalis
T — Lobus temporalis

a, *b*, *c* oberer, mittlerer und äusserer Gyrus frontalis, *X*, β¹ vordere und hintere Centralwindung, durch den Suclus Rolando (*R*) von einander getrennt, *co* an der dorsalen Hirnfläche eben noch einschneidender Suclus calloso-marginalis, *P*, *P*¹ innere und äussere Scheitelwindung, beide durch die Interparietalfurche (*I*) von einander getrennt, *Po* Parieto-occipitalfurche, *FS* Fossa Sylvii, 1—3 oberere, mittlere und untere Temporalwindung, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark.

zum sogenannten W u r m (V e r m i s), diese dagegen entwickeln sich bei höheren Typen zu den K l e i n h i r n h e m i s p h ä r e n. Mit der Herausbildung der letzteren tritt aber noch eine weitere, grosse Commissur zwischen ihnen auf, nemlich die B r ü c k e (P o n s) (Fig. 116 *P*). Sie umschlingt, ventralwärts ausstrahlend, das Nachhirn, d. h. die Medulla oblongata, halfterartig und verhält sich in ihrer Entwicklung proportional zu der höheren oder tieferen systematischen Stellung des betreffenden Säugethieres.

Weitere Fasersysteme werden als Crura medullae ad cerebellum, Crura cerebelli ad cerebrum und als Crura s. pedunculi cerebri bezeichnet (Fig. 118 *Cacb, Cac, C.C.*).

Im Gegensatz zu den übrigen Vertebraten spielt das M i t t e l h i r n, was seine Grössenentfaltung betrifft, bei Säugern nur eine untergeordnete Rolle (Fig. 116 *MH*). Eine über seine dorsale Fläche wegziehende Kreuzfurche zerlegt es in vier Theile oder Hügel (Vierhügel oder Corpus bigeminum). Auf dem vorderen Hügelpaar

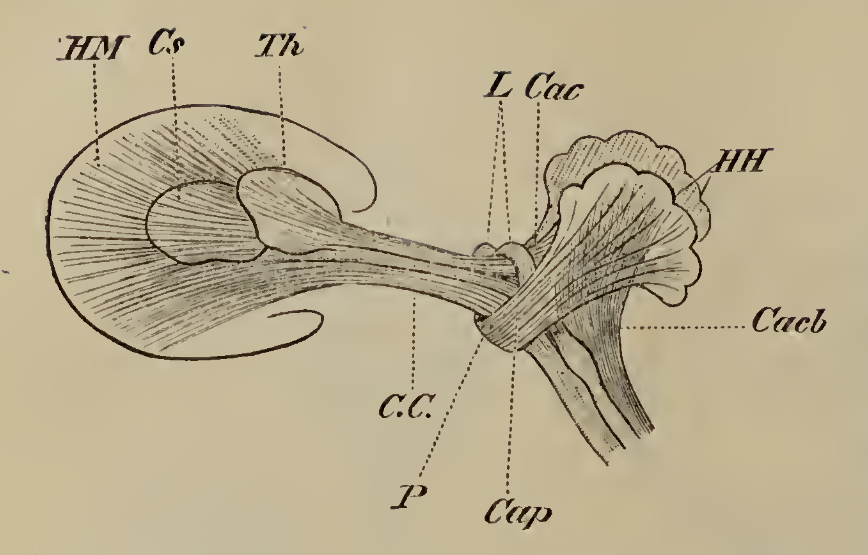


Fig. 118. Die Hauptfasersysteme des menschlichen (Säugethier-) Gehirnes, schematisch. Nach einer Zeichnung von A. Ecker. *Cacb* Crura medullae ad cerebellum, *Cap* Crura cerebelli ad pontem, *Cac* Crura cerebelli ad Corpora bigemina, *C.C.* Crura (Pedunculi) cerebri, *HM* Hemisphären, *Cs* Corpus striatum, *Th* Thalamus opticus, *L* Lemniscus, *P* Pons, *HH* Hinterhirn (cerebellum).

ruht die Zirbel (Fig. 116 *Z*), welche somit ganz andere Lagebeziehungen eingeht, als sie uns von den Anamnia und Reptilien her bekannt sind.

Fig. 119. Steinkerne von Gehirnen eocäner Säugethiere, nach Marsh.

A, *B*, *C*, *D* Schädel mit eingezeichnetem Gehirn von Tillotherium fodiens, Brontotherium ingens, Coryphodon hamatus, Dinoceras mirabile.

E und *F* ventrale und seitliche Ansicht des Gehirnes von Dinoceras mirabile.

Bezüglich der feineren Details, soweit sie den Balken, das Gewölbe, die Configuration des Zwischenhirns und seines Ventrikels, sowie endlich die drei Commissuren des Hirnstammes (*Ca, Cm, Cp*) betreffen, muss ich auf die Fig. 116 verweisen. Zum Verständniss derselben wird es gut sein, auch noch einmal die entwicklungsgeschichtliche Einleitung in das Centralnervensystem zum Vergleich herbeizuziehen.

Welch' eine ausserordentlich niedere Organisationsstufe des Gehirnes die tertiären Säugethiere besassen, lehrt ein Blick auf die Fig. 119 *A—F*. Ganz abgesehen aber von der geradezu winzigen Kleinheit des Gehirns, wie vor Allem der Hemisphären, wird man in Vielem an den Bau von Reptiliengehirnen erinnert, obgleich man es dabei wahrscheinlich mit Hufthieren und Rüsselträgern zu schaffen hat.

II. Peripheres Nervensystem.

Das periphere Nervensystem vermittelt die physiologische Verbindung der Peripherie des Körpers mit dem centralen Nervensystem in centripetaler und centrifugaler Richtung. Sämmtliche Theile desselben, mögen sie aus Ganglien oder Nervenfasern gebildet sein, scheinen als Sprossen oder Auswüchse des centralen Nervensystems zu entstehen und wären demgemäss in letzter Linie auf das äussere Keimblatt zurückzuführen. Das gesammte Nervensystem stellt somit nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch ein einheitliches Organ dar und die Verbindung der Nerven mit ihren Endorganen würde also, nach dem jetzigen Stande unsrer Kenntnisse wenigstens, als eine secundäre zu bezeichnen sein.

Man unterscheidet zwei Haupt-Gruppen von peripheren Nerven, **spinale** und **cerebrale**, d. h. solche, welche im Bereich des Rückenmarks und solche, welche im Bereich des Gehirnes liegen. Erstere stellen ursprünglichere, einfachere Bildungen dar und zeigen eine auf die dorsale und ventrale Seite des Rückenmarks gleichmässig vertheilte Anordnung, insofern man in jedem Körpersegment je ein oberes (dorsales) und unteres (ventrales) Paar unterscheiden kann. Jenes führt sensible, dieses motorische Fasern.

Bei den Gehirnnerven ist dieses regelmässige Verhalten nicht überall deutlich nachzuweisen, sondern zeigt sich häufig verwischt. Dass aber gleichwohl beide unter denselben genetischen Gesichtspunkt fallen, beweist der Umstand, dass hier wie dort schon in früher embryonaler Zeit an der dorsalen (lateralen) Seite des Neuralrohrs eine aus Zellen sich aufbauende continuirliche Längsleiste auftritt, welche sich später zu segmental angeordneten Ganglien differenzirt, während die intersegmental liegenden Abschnitte im Wachsthum zurückbleiben.

In diese Ganglienkette sprossen nun vom dorsalen Theil des Rückenmarks aus Nervenfasern (Axencylinder-Fortsätze der multi-

polaren Ganglienzellen) hinein, durchsetzen sie und treten jenseits von den Ganglien wieder hervor. Während nun demgemäss die dorsalen Nervenwurzeln erst secundär, d. h. nach Auftreten der zu einer Ganglienkette sich umgestaltenden Neuralleiste entstehen, sprossen die ventralen direkt aus dem Medullarrohr hervor und scheinen zugleich zeitlich früher aufzutreten, als jene.

Wir haben also wohl im Auge zu behalten, dass im Bereich jedes dorsalen (sensiblen) Nerven, mag er dem Gehirn oder dem Rückenmark angehören, ursprünglich ein Spinalganglion liegt, während ein solches den ventralen Nerven gänzlich abgeht.

Im Allgemeinen gilt nun der Satz, dass sich beide Nervenwurzeln jenseits des Ganglions mit einander vereinigen, allein Vieles spricht dafür, dass die Vorfahren der heutigen Wirbelthiere getrennte dorsale und ventrale Nervenwurzeln besessen haben müssen.

Von jenem Vereinigungspunkt an theilt sich der gemeinsame Stamm wieder in einen dorsalen, ventralen und intestinalen Zweig. Ersterer geht zur Muskulatur und Haut des Rückens, der ventrale dagegen versorgt die seitlichen und ventralen Körperwände, der intestinale endlich geht Verbindungen mit jenem Nervensystem ein, das wir oben als sympathisches bezeichnet haben.

1) Rückenmarksnerven.

Während das obere und untere Nervenpaar im Allgemeinen in einer und derselben Querebene liegen, findet bei Amphioxus, den Cyclostomen und den Selachiern insofern eine Abweichung von dieser Regel statt, als mit einer asymmetrischen Verschiebung der Urwirbel ein alternirendes Verhalten der Nervenaustritte zwischen Rechts und Links eintritt (Amphioxus) oder dass immer ein vorderes Paar mit einem hinteren abwechselt (Cyclostomen und Selachier). Auch bei Ganoiden trifft man noch seitliche Verschiebungen der Nervenwurzeln.

Während bei Fischen bezüglich der Nervenaustritte (durch die Intercalarstücke, durch die Bogen oder zwischen denselben) die allermannigfachsten Variationen vorkommen, treten die Nerven von den Amphibien an jederseits stets zwischen den Bogen durch die Foramina transversaria hervor.

In ihrem ursprünglichen, indifferenten Verhalten haben wir uns die Spinalnerven so vorzustellen, dass sie sich in streng metamerer Anordnung und gleichmässigem Entwicklungsgrad am Körper verbreiten. Dieser wird, wie ich bei der Schilderung des Rückenmarkes schon angedeutet habe, durch das Auftreten von Extremitäten dahin modificirt, dass eine grössere Anzahl von Spinalnerven zu Plexusbildungen zusammentreten [1]), die man ihrer Lage nach

---

1) Bezüglich der Erklärung ihres Zustandekommens verweise ich auf mein Lehrbuch der vergl. Anatomie.

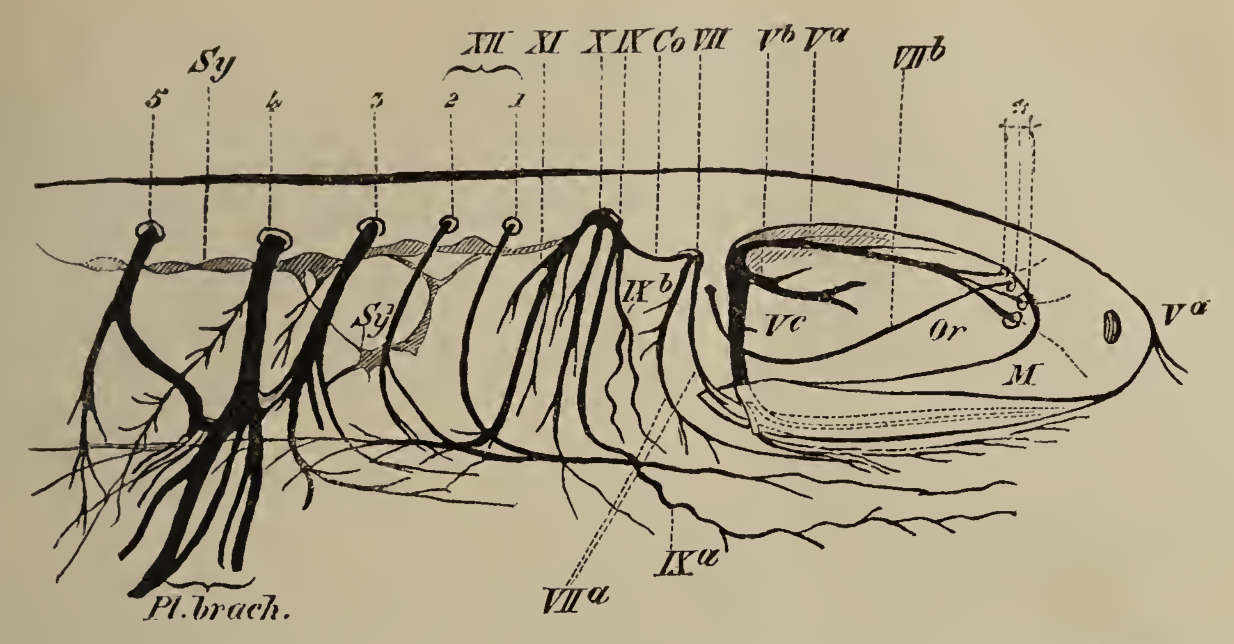


Fig. 120. Kopfnerven und Plexus axillaris von Salamandra atra. *Va* R. ophthalmicus, *Vb* R. maxillaris, *Vc* R. mandibularis Trigemini, †† Durchtritt des R. ophthalmicus in die Nasenhöhle, nach vorne zur Schnauze durchbrechend (*Va*), *VII* Facialis, *VIIa* sein R. hyoideo-mandibularis, *VIIb* sein R palatinus, welcher bei * in die Nasenhöhle eintritt. *Co* Verbindungsschlinge zwischen Facialis und Glossopharyngeus (*IX*), *IXa* Zungenast des Glossopharyngeus, *IX* sein Schlundkopf-Ast, *X* Vagus, *XI* Accessorius Willisii, *XII* Hypoglossus (die zwei ersten Spinalnerven). 1—5 Die ersten 5 Spinalnerven, *Pl. brach.* Plexus brachialis, *Sy* Grenzstrang des Sympathicus, bei *Sy*1 mit den Spinalnerven sich verbindend, *Or* Orbita, *M* Maxilla.

als **Pl. cervicalis, brachialis, lumbalis und sacralis** bezeichnet. Die Zahl der sie componirenden Nerven, sowie die Stärke der letzteren steht gewöhnlich in gerader Proportion zur Entwicklung der Extremität, doch kann hier auf eine specielle Schilderung nicht eingegangen werden und es sei nur Folgendes bemerkt.

Im Gegensatz zu den Fischen, deren Plexusbildungen sich ihrer grossen Variationsbreite wegen unter keinen einheitlichen Gesichtspunkt bringen lassen, tritt von den Amphibien an durch die ganze Thierreihe hindurch eine typische Gruppirung der Aeste des Plexus brachialis auf. Man unterscheidet nemlich 1) Nn. thoracici-superiores (N. dorsalis scapulae und N. thoracicus posterior s. lateralis der menschl. Anatomie). 2) Nn. brachiales superiores, Homologa der menschlichen Nn. subscapulares, cutaneus brachii internus minor (mit Beschränkung), axillaris und radialis. 3) Nn. brachiales inferiores und thoracici inferiores (Nn. thoracici s. pectorales anteriores, cutaneus brachii internus major s. medius, musculo-cutaneus, medianus und ulnaris (mit Beschränkung).

Der Plexus lumbalis und sacralis zeigt im Allgemeinen, zumal bei Säugern, viel grössere Schwankungen, als der Plexus brachialis. Die aus ihm entspringenden Nerven werden als Obturatorius, Cruralis und Ischiadicus beschrieben. Letzterer zerfällt an der freien Extremität in einen N. tibialis und fibularis.

2) Gehirnnerven.

Wie früher schon angedeutet, findet hier gegenüber den Spinalnerven eine derartige Verwischung der ursprünglichen, oben schon näher präcisirten Verhältnisse statt, dass es häufig schwierig ist, dieselben auch hier wieder in ihren Grundzügen aufzudecken. Gleichwohl muss dies Aufgabe jeder darauf gerichteten, mit richtigem Verständniss und zielbewusst vorgehenden Untersuchung sein. Dass zu diesem Zwecke wieder auf die Entwicklung des Kopfes aus einer Summe von Metameren zurückgegriffen werden muss, ist selbstredend, denn beide Gebilde, Hirn und Schädel, stehen in untrennbarem genetischen Connex.

Es wird sich also zunächst darum handeln, die zu den einzelnen Metameren gehörigen Gehirnnerven an der Hand der Fig. 48 a so festzustellen, wie dies nach den neuesten Untersuchungen an Selachier-Embryonen möglich geworden ist, und ich will gleich bemerken, dass wir uns hierbei auf einem ziemlich sicheren Boden bewegen, da sich die betreffenden Befunde auch an andern Fischen (Cyclostomen, Teleostier) ja sogar, bis zu einem gewissen Grade an Säugethieren bestätigen liessen. Ich ziehe es aber vor, anstatt eine weitläufige Beschreibung zu liefern, eine übersichtliche Liste aufzustellen, aus der zugleich die Namen der Hirnnerven sowie ihre Numerirung (I—XII) im Sinne der menschlichen Anatomie ersehen werden können. Dazu ist noch zu bemerken, dass der erste und zweite Hirnnerv, der Olfactorius und Opticus aus später zu entwickelnden Gründen in die Liste nicht mit aufgenommen sind.

Uebersichtliche Darstellung der segmentalen Verbreitung der Hirnnerven mit Zugrundelegung der Kopfmetameren.

Metamer I	Ventrale Aeste	Dorsale Aeste
(M. rectus sup., inf., internus und Obliquus inferior).	Oculomotorius (III)	Ram. ophthalmicus profundus des Trigeminus (V).
Metamer II (Obliquus sup.)	Trochlearis (IV)	Trigeminus (V) nach Abzug des Ram. ophthalmicus profundus.
Metamer III (Rectus externus).	Abducens (VI)	Acusticus (VIII) und Facialis (VII).
Metamer IV (Früh abortiv werdende Muskeln.)	fehlt	(Acusticus (VIII) und Facialis (VII), s. o.)
Metamer V (Früh abortiv werdende Muskeln.)	fehlt	Glossopharyngeus (IX).

Metamer VI	Ventrale Aeste	Dorsale Aeste
(Sehr rudimentäre Muskeln.)	scheint zu fehlen	Vagus (X).
Metamer VII—IX (Vom Schädel zum Schultergürtel ziehende Muskeln, nebst dem vordersten Theil des Sternohyoideus.)	Hypoglossus XII	

Ganz abgesehen von ihrer metamerischen Bedeutung kann man die Gehirnnerven in vier grosse Gruppen zusammenfassen [1]). In die erste gehören der Olfactorius (erster-) und der Opticus (zweiter Hirnnerv), in die zweite die Augenmuskelnerven, d. h. der Oculomotorius, Trochlearis und Abducens, in die dritte der Trigeminus mit dem Acustico-Facialis und in die vierte endlich der Glossopharyngeus und Vagus. Der elfte Hirnnerv, der Accessorius Willisii, sowie der zwölfte, der Hypoglossus, fallen wenn sie auch da und dort wie z. B. bei Säugern, schon in den Schädelraum mit einbezogen sind, unter den Begriff von Spinalnerven.

N. Olfactorius. Der Riechnerv besitzt den übrigen Hirnnerven gegenüber manche Eigenthümlichkeiten, die ihm eine Sonderstellung einzuräumen scheinen. Er wächst erst secundär aus den Riechlappen oder aus dem diese entwickelnden Hirntheil hervor und zwar nicht nach Art der gewöhnlichen Hirn- und Spinalnerven als eine Summe von kernlosen Axencylindern, sondern in Form von kernhaltigen Bündeln, welche aus einem Netz sternförmiger Zellen des Lobus olfactorius hervorgehen. Jene Kerne sind deshalb identisch mit den Kernen von Nervenzellen.

Diese Befunde sind beim Menschen gemacht und es wäre sehr wünschenswerth, dass die Untersuchungen in ähnlich genauer Weise auch auf die niederen Wirbelthiere ausgedehnt würden. Vor allem käme es darauf an, festzustellen, wie hier die häufig mehrfachen Wurzeln des Riechnerv zu deuten sind. Sie verschmelzen entweder schliesslich zu einem Stamm oder bleiben (in seltenen Fällen) gänzlich getrennt, so dass jederseits zwei Nervi olfactorii das Ethmoid durchbohren (Gymnophionen).

Nicht überall ist eine förmliche Lamina cribrosa vorhanden, sondern viel häufiger tritt der Riechnerv ungetheilt, also mit seinem ganzen Stamm in die Nasenhöhle, um sich dann erst hier aufzulösen. Dies gilt für weitaus die grösste Zahl der unter den Säugern stehenden Vertebraten, ja sogar auch noch für die Monotremen.

1) Von dieser Regel macht allein der Amphioxus eine Ausnahme, indem es sich hier nur um zwei Nervenpaare handelt, welche sich am vorderen Körperende verzweigen. Sie entziehen sich bis jetzt jeder sicheren morphologischen Beurtheilung.

Es erscheint sehr wahrscheinlich, dass der Riechnerv trotz seiner oben erwähnten, besonderen Verhältnisse beim Menschen, ursprünglich d. h. phylogenetisch, ganz nach Art der gewöhnlichen Hirnnerven entsteht. Dafür spricht der gewichtige Umstand, dass er sich bei Fischen ebenfalls aus jener Nervenleiste des primitiven Neuralrohres herausentwickelt, aus welcher, wie wir oben gesehen haben, alle übrigen Nerven hervorgehen.

N. opticus. Wie früher schon erwähnt, geht der Sehnerv aus dem Stiel jener Ausstülpung des primären Vorderhirns hervor, die man mit dem Namen der primitiven Augenblase bezeichnet. Er stellt also einen Hirntheil dar und lässt sich insofern mit keinem andern Nerven in Parallele stellen. Ob es nun trotzdem gelingen wird, ihn, auf Grund seiner Stammesgeschichte, als einen ursprünglich segmentalen Hirnnerven aufzufassen, müssen weitere Untersuchungen lehren.

In den meisten Fällen kann man am Sehnerv drei mehr oder weniger scharf differenzirte Abschnitte unterscheiden, die man in proximo-distaler Richtung als Tractus, Chiasma und Nervus bezeichnet.

Das Chiasma, d. h. die Durchkreuzung der beiden Sehnerven ist wohl stets vorhanden, wenn sie auch nicht überall an der Hirnbasis frei zu Tage liegt, sondern wie z. B. bei Cyclostomen noch eine ganz ursprüngliche, centrale Lage haben und in die Hirnsubstanz tief eingesenkt sein kann.

Während es sich bei den meisten Teleostiern nur um eine einfache Uebereinanderlagerung der beiden Sehnerven handelt (Figur 121 *A*), tritt bei einigen (Harengus, Engraulis) der eine Opticus durch einen Schlitz des andern hindurch und dieses Verhältniss sehen wir bei Reptilien immer weiter gedeihen, bis schliesslich eine sehr complicirte, gegenseitige Durchflechtung zu Stande kommt (Figur 121 *B—D*). Am feinsten und zartesten erscheint dieses korbartige Geflecht bei Säugethieren, wo es schliesslich nur noch durch Schnittserien analysirbar wird.

Augenmuskelnerven. Die Augenmuskelnerven, d. h. der Oculomotorius, Trochlearis und Abduceus versorgen die den Bulbus oculi bewegenden Muskeln, wie ich dies in der oben aufgestellten Liste über die metamerische Vertheilung der Kopfnerven näher präcisirt habe.

Fig. 121. Chiasma nervorum opticorum. Halbschematisch. A. Von der grösseren Mehrzahl der Fische. B. Vom Häring. C. Von Lacerta agilis. D. Von einem Agamen. E. Von einem höheren Säuger, *Chi* Chiasma der central liegenden Nervenbündel *Ce*, Ce^1, *S*, S^1 Seitenfasern, *Co* Commissur.

Das sogen. Ganglion ciliare gehört in den Bereich des Ramus ciliaris, oder was damit gleichbedeutend ist, in den des Ramus profundus Trigemini und stellt somit das letzte (vorderste) Spinalganglion des Kopfes dar. Seine Beziehungen zum Oculomotorius sind erst secundär erworben.

Trigeminus. Dies ist einer der stärksten Gehirnnerven. Er zerfällt, seinem Namen entsprechend, jederseits in drei Hauptzweige, nemlich in einen, aus einem oberflächlichen und tiefen 1) Ast bestehenden Ramus ophthalmicus (I. Ast), einen Ramus maxillaris (II. Ast) und einen Ramus mandibularis (III. Ast).

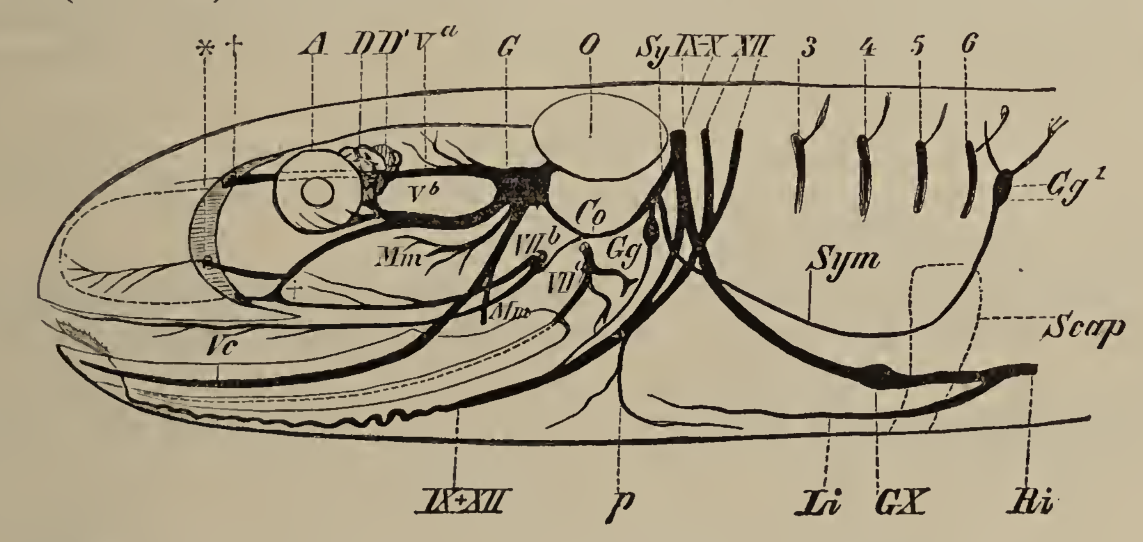


Fig 122. Kopfnerven von Anguis fragilis. *G* Ganglion Gasseri, von dem die drei Trigeminusäste V^a, V^b und V^c ausstrahlen, nach hinten davon liegt eine schlingenartige Commissur des Sympathicus (*Sy* und *Co*), welche den Trigeminus mit der Vagusgruppe (*IX*, *X*) in Verbindung setzt. Von dieser Commissur entspringt ein sympathisches Ganglion (*Gg*), sowie eine weite Verbindungslinie (*Sym*) zu dem sympathischen Ganglion Gg^1. VII^a, VII^b der Facialis durch zwei getrennte Oeffnungen durchbrechend, † Verbindung des Ramus palatinus des Facialis mit dem R. maxillaris Trigemini. * † Durchbruch des R. ophthalmicus Trig. in die Nasenhöhle. *Mm*, *Mm* Zweige des R. mandibularis zu den Kaumuskeln. *GX* Ganglion N. vagi, *Li* Laryngeus inferior, *Ri* R. intestinalis N. vagi, *XII* N. hypoglossus (die zwei ersten Spinalnerven, 3—6 folgenden Spinalnerven, *O* Ohrkapsel, *Scap* Scapula, *A* Auge, *D*, *D* Thränendrüse und Harder'sche Drüse.

Der erstere entsteht im Sinne eines dorsalen Spinalnerven getrennt für sich, während die beiden andern ursprünglich nur einen einzigen, dem R. mandibularis entsprechenden Stamm darstellen, aus welchem der R. maxillaris erst secundär hervorsprosst.

Diese Doppelnatur des Trigeminus spricht sich auch dadurch aus, dass er bei zahlreichen Thieren mit zwei getrennten Wurzeln entspringt, und dass sich, der gewöhnlichen Regel entgegen, alle drei Aeste nicht in einem Ganglion (G. Gasseri) vereinigen, sondern dass im Bereich eines jeden Hauptastes dann und wann ein selbständiges Ganglion getroffen wird.

Durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch versorgt der erste Trigeminus mit seinem Ramus profundus (R. naso-ciliaris) und

1) Der Ramus profundus repräsentirt bis zu den Amphibien hinauf einen selbständigen Zweig. Von hier an erscheint er als N. naso-ciliaris an den R. superficialis gebunden.

superficialis die Haut der Stirn- und Schnauzengegend sowie die häutigen Bekleidungen der Augenhöhle und gewisse Theile des Augapfels. Er ist also rein sensibel.

Der ebenfalls rein sensible zweite Trigeminus, welcher mit dem Facialis Verbindungen eingeht, verläuft in seinem ersten Abschnitt am Boden der Orbita, begibt sich dann an den Oberkiefer, versorgt dessen Zähne und bricht als Ramus infraorbitalis zur Haut der Oberkiefergegend, Schnauze und Oberlippe durch den Schädel hindurch.

Der dritte Trigeminus ist gemischter Natur; einerseits für die Kaumuskulatur bestimmt, erzeugt er andrerseits den starken Gefühlsnerv der Zunge (R. lingualis) und durchsetzt mit einem weiteren Zweig den Unterkiefercanal, versorgt die betreffenden Zähne und bricht mit einem oder mehreren Aesten hervor zur Haut der Unterkiefer- und Unterlippengegend. Er geht durch die Chorda tympani Verbindungen mit dem Facialis ein.

Facialis und **Acusticus.** Beide gehen aus einem gemeinsamen Ganglion hervor und stehen, wie wir eben gesehen haben, in engen Beziehungen zum Trigeminus.

Der ursprünglich gemischte Facialis zerfällt in drei Zweige, nemlich in den R. hyoideo-mandibularis, palatinus und buccalis. Der erste, welcher mittelst der sogen. Jacobson'schen Anastomose mit dem Glossopharyngeus in Verbindung steht, verbreitet sich, seinem Namen entsprechend, vorzugsweise im Bereich des I. und II. primitiven Kiemenbogens, also bei Fischen in der Gegend des Spritzloches und in der den Kiemendeckel und die Branchiostegalmembran beherrschenden Muskulatur. Ein letzter Rest dieses Astes versorgt bei höheren Vertebraten den M. stylohyoideus und den hinteren Bauch des Digastricus.

Bei Säugern ist der Facialis ein rein motorischer Nerv und tritt bei höheren Typen mit seiner Hauptmasse in den Dienst der mimischen (Gesichts-)Muskeln, sowie des zu den letzteren im engsten Connex stehenden Hautmuskel des Halses, des Platysma myoides.

Der Acusticus ist stets ein sehr kräftiger Nerv und zerfällt kurz nach seinem Austritt aus dem Gehirn in einen Ramus cochlearis vestibularis. Ersterer zieht zur Schnecke, letzterer versorgt den übrigen Theil des Gehörlabyrinthes.

Glossopharyngeus und **Vagus.** Im Gegensatz zu den bis jetzt behandelten Gehirnnerven, beschränken sich diese Nerven, welche gemischter Natur sind, in ihrer Verbreitung nicht auf den Kopf, sondern greifen, wie z. B. der Vagus, auf andere Körperregionen über. So verästelt sich letzterer bei Fischen und kiemenathmenden Amphibien im Bereich des Visceral- und Branchialapparates sowie der Schultermuskulatur und der vorderen Extremität (Protopterus). Weiterhin läuft er längs den Körperflanken unter der Haut, als ein- oder mehrfacher Nervus lateralis (Sinnesnerv) nach rückwärts bis zum Schwanz.

Ferner — und dies gilt für alle Vertebraten — verbreitet er

sich in Form eines Plexus pharyngeus, oesophageus und gastricus am ganzen Vorderdarm, gibt Aeste ab zum Herzen und zum gesammten Respirationssystem, vom Kehlkopf angefangen bis hinab zu den Lungen (Schwimmblase).

Daraus erhellt, dass man am Vagus eine Pars cephalica, cervicalis, thoracica und abdominalis unterscheiden kann. Stets zeigt er enge anastomotische Beziehungen zum sympathischen System und dies gilt auch für den Glossopharyngeus, welch' letzterer bei Fischen die Gegend der ersten ächten Kiemenspalte versorgt, während er bei höheren Vertebraten als Geschmacksnerv der Zunge fungirt und, wie der Vagus, einen Plexus pharyngeus erzeugt.

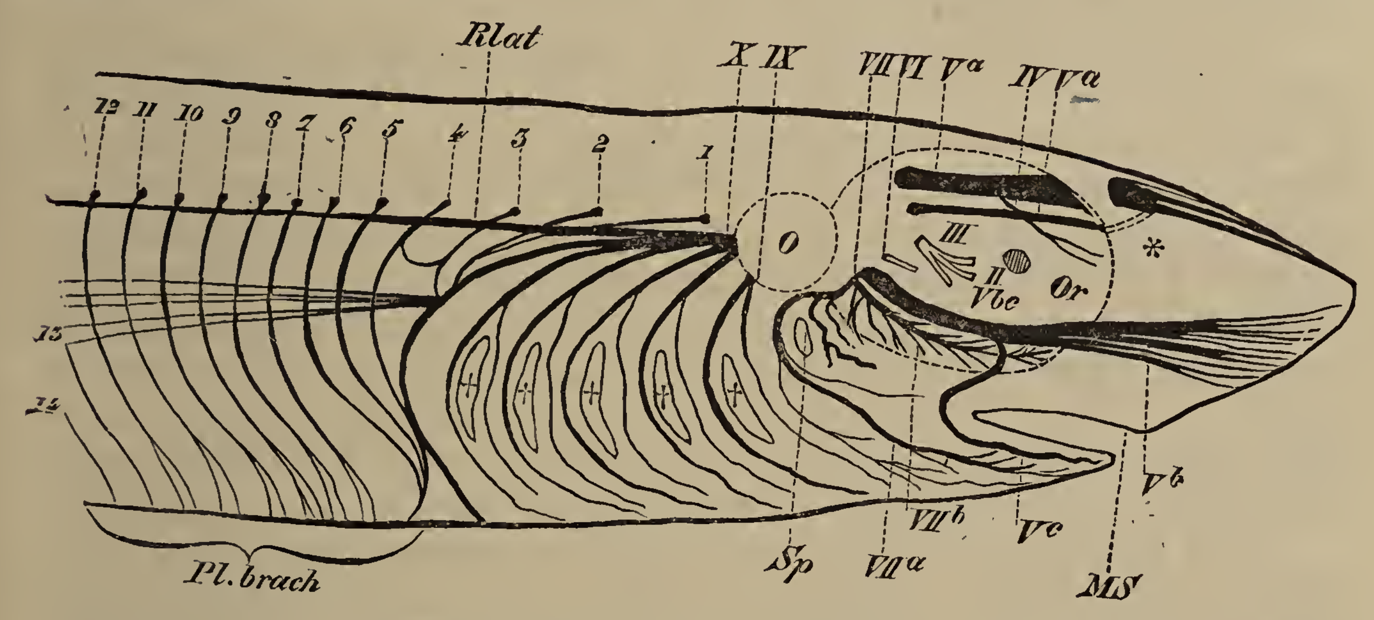


Fig. 123. Kopfnerven und Plexus axillaris von Scyllium canicula. *II* Opticus, *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, *Va* Ramus superficialis, *Va* Ramus profundus des I. Trigeminus (beide anastomosiren bei * innerhalb der Nasenhöhle), *Vbc* R. maxillo-mandibularis, *Vb* R. maxillaris, *Vc* R. mandibularis, *VI* Abducens, *VII* Facialis, *VIIa* sein Ram. hyoideo-mandibularis, *VIIb* sein Ram. palatinns, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *Rlat* sein R. lateralis, †† Kiemenspalten, 1—14 Die 14 ersten Spinalnerven, den Pleyus brachialis (*Pl. brach*) formirend, *O* Ohrkapsel, *Sp* Spritzloch, *Or* Orbita, *MS* Mundspaltc.

Accessorius Willisii. Dieser Nerv entsteht tief unten am Halsmark und zwar in der Höhe des 4.—5. Cervicalnerven, als ein langer, immer von Stelle zu Stelle Cervicalnerven aufnehmender Collector. Er tritt neben der Medulla oblong. in das Cavum cranii, gesellt sich dort zur Wurzel des Vagus und verlässt mit diesem den Schädel durch ein gemeinsames Loch. Er tritt zum erstenmal bei Cheloniern deutlich auf und versorgt gewisse, zum Schultergürtel in Beziehung stehende Muskeln, nemlich den Sternocleidomastoideus und den Trapezius.

Hypoglossus. Dieser rein motorische Nerv lässt den Typus eines Spinalnerven deutlich erkennen und verbreitet sich (hie und da unter Schlingenbildung mit dem Plexus cervicalis) in gewissen, am Boden der Mundhöhle liegenden, zwischen Schultergürtel (Sternum) und Hyoidbogen ausgespannten Muskeln, sowie in der aus

letzteren sich differenzirenden eigenen Zungenmuskulatur (vergl. das Capitel über die Myologie). Bei den Anamnia ist er noch nicht in die Schädelkapsel mit einbezogen und wird hier durch den ersten und zweiten Spinalnerv dargestellt. Beide betheiligen sich in der Regel mehr oder weniger stark am Aufbau des Plexus brachialis.

Sympathicus.

Das sympathische Nervensystem, dessen Verbreitungsgebiet, wie schon früher erwähnt, hauptsächlich im Tractus intestinalis (im weitesten Sinne), im Gefässsystem und in den drüsigen Organen des Körpers zu suchen ist, ist ein Abkömmling des spinalen Nervensystems.

Aus jedem Spinalganglion des Embryos sprosst nemlich ein Nerv hervor, den ich oben als „intestinalen" bezeichnet habe; er senkt sich nach kurzem Lauf, dorsal von den Cardinalvenen, in kleine, unregelmässig gestaltete Haufen von Nervenzellen ein und diese zeigen, so gut wie die Spinalganglien, ursprünglich eine segmentale Anordnung. Indem sie ferner unter sich durch Längscommissuren verbunden sind, entsteht daraus ein gegliederter, paariger Strang, den man als Grenzstrang des Sympathicus bezeichnet (Fig. 100 *S*, S^{1-10}). Von ihm aus strahlen die Bahnen zu den oben genannten Organsystemen, während andrerseits ab origine eine Verbindung mit dem Centralnervensystem gegeben ist.

Der Sympathicus beschränkt sich in seiner Lage nicht allein auf die Wirbelsäule, sondern er greift auch auf den Schädel über und steht dort mit einer Reihe von Gehirnnerven in ähnlichen Verbindungen, wie dies im Bereich des Rückenmarks mit den Spinalganglien der Fall ist.

Den ursprünglich segmentalen Character trifft man später häufig verwischt und dies gilt in erster Linie für jene Regionen, wo aus irgend welchen Gründen eine mehr oder weniger starke Modification der früheren metameren Körperanlage stattgefunden hat, d. h. für die Hals-, Rumpf- und Sacralgegend.

Während bei Crocodiliern und Vögeln ein Theil des sympathischen Grenzstranges mit der Arteria vertebralis im Canalis vertebralis der Halswirbelsäule verläuft, liegt bei allen übrigen Wirbelthieren der gesammte Grenzstrang an der ventralen Seite der Wirbelsäule oder dicht neben ihr, auf den Vertebralenden der Rippen.

Litteratur. F. Ahlborn, *Unters. über d. Gehirn der Petromyzonten. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX 1883.* A. Dohrn, *Stud. z. Urgesch. d. Wirbelthierkörpers. Mitthl. d. zool. Stat. z. Neapel III. Bd. 1881 und IV. Bd. 1882.* E. Ehlers, *Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXX.* H. Rabl-Rückhard, *Die gegenseit. Verhältnisse der Chorda, Hypophysis etc. bei Haifischembryonen. Morph. Jahrb. VI. Bd. 1880. (Vergl. die weiteren Arbeiten dieses Autors im Z. f. wiss. Zool. XXX. Bd., im Archiv f. Anat. und Physiol. 1882*

und 1883, sowie im Biolog. Centralb. 1883. Nr. 1.) L. Stieda, *Vergl. die Arbeiten dieses Autors in Z. f. Zool. XVIII., XIX., XXIII. und XXV. Bd.* R. Wiedersheim, *Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morph. Studien, Heft I. Jena 1880.* A. Ecker, *Zur Entw.-Gesch. der Furchen und Windungen der Grosshirnhemisphären im Fötus des Menschen. Arch. f. Anthropologie. III. Bd.* *Derselbe, Die Hirnwindungen des Menschen. Braunschweig 1869 (1883).* V. v. Mihalkovics, *Entw.-Gesch. des Gehirns. Leipzig 1877.* C. B. Reichert, *Der Bau des menschl. Gehirns. Leipzig 1859 und 1861.* G. Schwalbe, *Lehrb. d. Neurologie, Erlangen 1880.* J. W. van Wyhe, *Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zool. V. Bd., 3.* *Derselbe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhdl. der K. Acad. der W. zu Amsterdam.*

Nebennieren.

Diese Organe, welche ihren Namen ihrer benachbarten Lage zu den Nieren der Säugethiere verdanken, stehen genetisch in den allernächsten Beziehungen zum sympathischen Nervensystem und sollen deshalb im Anschluss an dasselbe abgehandelt werden.

Neben den aus den sympathischen Ganglien stammenden Elementen betheiligt sich auch noch das in der Circumferenz der grossen Bauchgefässe (z. B. der Cava inferior) gelegene mesodermale Gewebe an ihrem Aufbau, so dass man es also bei ihrer Bildungsgeschichte von vorneherein mit zwei Factoren zu schaffen hat. Bei Selachiern begegnet man einer Doppelreihe von rechts und links von der Wirbelsäule liegenden, z. Th. segmental angeordneten Läppchen, an denen sich stets ein mesodermaler, aus kernreichen Blasen, sowie ein aus einem sympathischen Ganglion bestehender Theil erkennen lässt. Insofern stellen hier die Nebennieren — und dies gilt auch für Ganoiden und Amphibien — zeitlebens einen integrirenden Bestandtheil des Sympathicus dar. Im Gegensatz dazu bildet bei Amnioten, und namentlich bei Säugethieren, die Nebenniere jeder Seite eine mehr einheitliche, in sich abgeschlossene Masse, an welcher man stets eine ektodermale d. h. sympathische Mark- und eine mesodermale Rindensubstanz unterscheiden kann. Kurz es kommen hier beide Gewebselemente zur innigsten Vereinigung.

Characteristisch ist der ausserordentliche Blutreichthum, welcher für eine das ganze Leben dauernde, wichtige Funktion dieser Organe spricht; welcher Art dieselbe aber ist, lässt sich vorderhand nicht enträthseln.

M. Braun, *Ueber Bau und Entwickl. d. Nebennieren bei Reptilien. Arb. d. zool. Inst. zu Würzburg, V. Bd.* Mitsukuri, *On the Development of the Suprarenal Bodies in Mammalia. Journ. of Mikr. Science. London, New Series Nr. 85.* M. Gottschau, *1) Ueber Nebennieren der*

Säugethiere spec. über die des Menschen. Würzb. phys. med. Gesellsch. 1882. 2) Structur und embr. Entwicklung der Nebennieren bei Säugethieren. Arch. f. Anat. und Physiol. 1883.

III. Sinnesorgane.

Die specifischen Endapparate der Sinnesorgane nehmen, wie das Nervensystem im Allgemeinen, ihren Ursprung aus dem äusseren Keimblatt, dem „**Sinnesblatt.**" Stets wird es sich also um die letzte Endigung der Sinnesnerven in Zellen von epithelialer Herkunft handeln, während mesodermale Elemente (z. B. als Hüllmassen) erst secundär hinzutreten.

Die einzelnen Sinnesorgane wie z. B. das Seh-, Geruchs-, Geschmacks- und Gehörorgan sind, wie dies später weiter auszuführen sein wird, als secundäre Differenzirungen eines diffusen Sinnes aufzufassen. Darauf weisen nicht nur viele Wirbellose, sondern auch zahlreiche genetische Thatsachen bei Fischen und Amphibien, sowie endlich das niederste Wirbelthier, der Amphioxus, hin.

Von den Cyclostomen an ist die Differenzirung bereits angebahnt und wir sehen von nun an die mit dem Seh-, Riech- und Hörakt betrauten Sinnesorgane durch die ganze Wirbelthier-Reihe hindurch strenge an den Kopf gebunden. Hier erscheinen sie in gewisse Buchten und Höhlungen des Schädels („Sinneskapseln") einbezogen und stehen dadurch in einem gewissen Gegensatz zu der zweiten, grossen Gruppe von Sinnesorganen, die das Tast- und Temperaturgefühl, sowie andere Sinneseindrücke vermitteln. Diese lassen z. gr. Th. eine über die ganze Körperoberfläche sich erstreckende, also eine diffuse Verbreitung erkennen und zweitens bleiben sie im Niveau ihres locus nascendi, d. h. dem Ektoderm, zeitlebens verharren.

Bei den höheren Sinnesorganen hat man stets zweierlei Zellen zu unterscheiden, die jedoch genetisch unter einen und denselben Gesichtspunkt fallen. Zunächst handelt es sich um die eigentlichen, durch Nervenbahnen mit dem Centralnervensystem verbundenen stäbchenförmigen **Sinneszellen** und dann um **Stützzellen,** welch' letztere gewissermassen als Füll- und Isolirungsmaterial zwischen jenen liegen.

Das die Endorgane der höheren Sinnesapparate umgebende Medium muss stets ein feuchtes sein und da letzteres auch bei dem Hautsinn der Fische und wasserbewohnenden Amphibien in Betracht kommt, so werden wir auch hier, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, dieselben nervösen Endapparate erwarten dürfen.

Diese Erwartung wird dann auch bestätigt, insofern wir auch hier stäbchenförmigen Sinneszellen begegnen, ohne dass jedoch der aus letzteren austretende Nerv, wie dies bei den höheren Sinnesorganen stets der Fall ist, eine Ganglienzelle durchsetzt. Es handelt sich also hier um einen niedrigeren Differenzirungsgrad.

Wird das Wasserleben aufgegeben, steigen also die Thiere an's Land, so trocknen in der umgebenden Luft die obersten Epidermislagen aus und die nervösen Endorgane rücken unter gleichzeitiger Formänderung in die Tiefe.

Die stäbchenförmige Endzelle ist damit ein für allemal verschwunden und es handelt sich nur noch um zweierlei Arten der Nervenendigung, nemlich um terminale Ganglienzellen und um freie Endigungen.

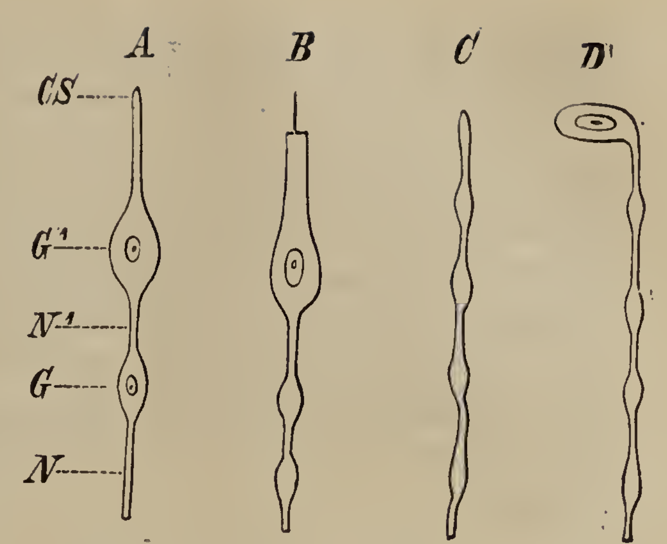


Fig. 124. *A* Letzte Endigung aller höheren Sinnesnerven, N^1 erster-, *N* zweiter Abschnitt der austretenden Nervenfaser, *G* zwischen beiden eingeschaltete Ganglienzelle, G^1 epitheliale Endzelle, *CS* cuticularer Aufsatz derselben. *B* Stäbchenförmige Endzelle eines Hautsinnesorganes bei Fischen und wasserbewohnenden Amphibien resp. Geschmackszelle. *C* freie-, *D* gangliöse Nervenendigung der Hautsinnesorgane terrestrischer Wirbelthiere. Alle Figuren schematisch, mit Zugrundelegung einer Abbildung von Merkel.

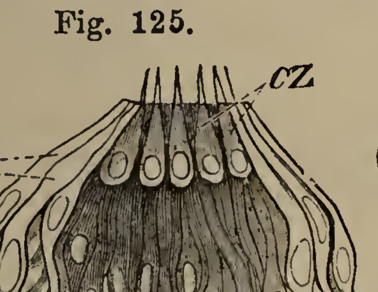
Hautsinn.

1) Stäbchenförmige Organe bei Fischen, Dipnoërn und Amphibien.

a) Nervenhügel.

Die in Frage stehenden Organe zeigen viele Aehnlichkeit mit gewissen Bildungen bei Chaetopoden und marinen Rhipidoglossen (z. B. Fissurella).

Fig. 125.



MZ1

Fig. 125. Freistehender Nervenhügel, durchschnitten. Die cuticulare Röhre und die umgebenden Epidermiszellen sind weggelassen. *CZ* Centrale (Sinnes-) Zellen, *MZ*, MZ^1 Mantelzellen.

Fig. 126.

Fig. 126. Vertheilung der Seitenorgane einer Salamander-Larve. Nach Malbranc.

Stets handelt es sich um centrale, in meilerartiger Anordnung liegende, sowie um periphere, mantelartig darum gruppirte Zellen. Erstere stehen mit Nervenfasern im Zusammenhang, tragen an ihrem freien Ende ein starres, cuticulares Haar und sind als die eigentlichen Sinneszellen aufzufassen (Fig. 125 *CZ*). Die andern (*MZ*, MZ^1) fungiren nur als Stützmaterial (Fig. 128 *a*, *b*, *c*).

Falls diese Organe frei auf der äusseren Haut sitzen — und dies ist in embryonaler Zeit immer der Fall —, so erhebt sich auf ihrer Kuppe eine schützende zarte hyaline Röhre, in welche die

Endborsten der Sinneszellen eintauchen und welche sich an ihrem freien Ende gegen das umgebende Wasser hinaus öffnet (Fig. 129 *R*).

Während nun diese Organe bei wasserbewohnenden Amphibien ihre periphere, freie Lage, im Niveau der äusseren Haut zeitlebens beibehalten [1]), können sie bei Fischen in postembryonaler Zeit in Rinnen oder auch in vollständige Canäle eingeschlossen werden, die entweder nur von der Epidermis, oder, was viel häufiger der Fall ist, von den Schuppen und den Kopfknochen gebildet werden und sich von Stelle zu Stelle nach aussen öffnen. Dadurch erhalten sie eine geschützte Lage und die obgenannte hyaline Röhre geräth in Wegfall.

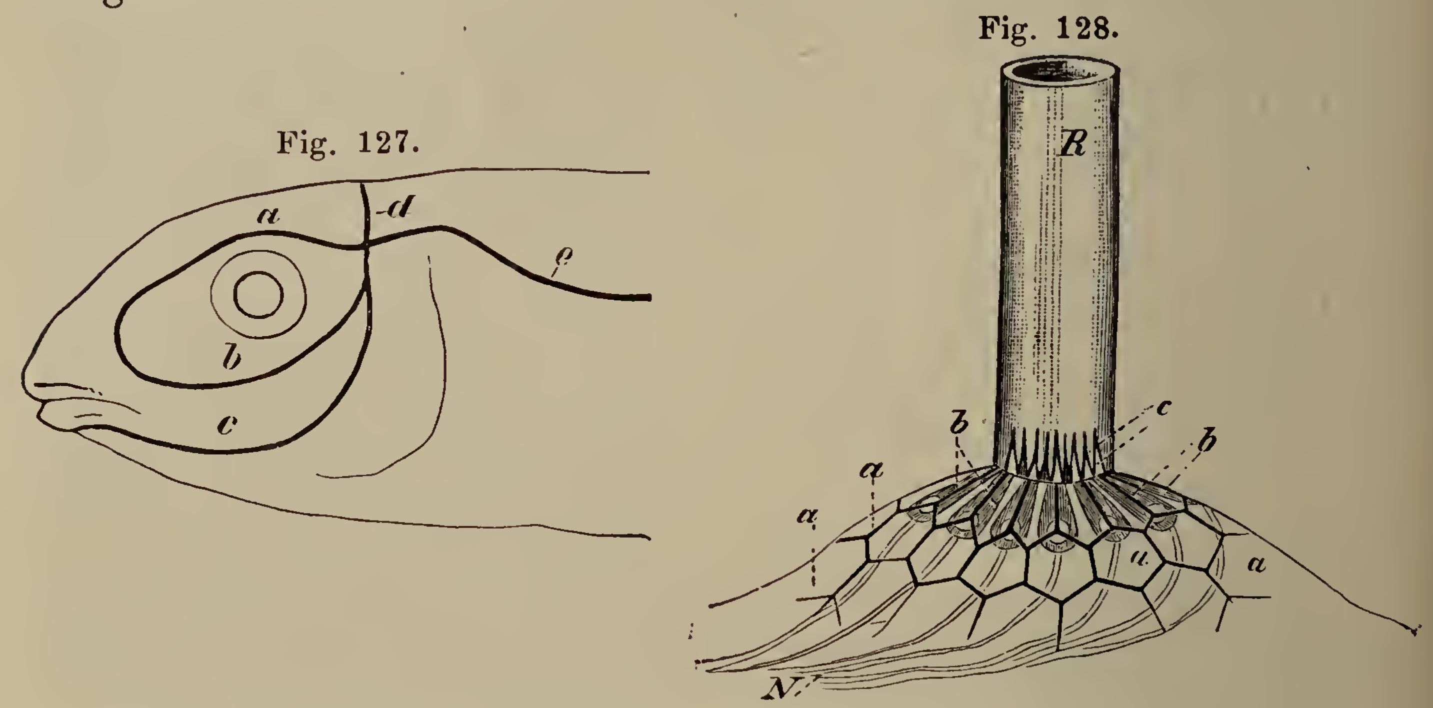


Fig. 127. Vertheilung des Seitencanalsystems bei Fischen. Schema. *a* Supra-, *b* infraorbitaler, *c* mandibularer, *d* occipitaler, *e* lateraler, seitlich am Rumpf verlaufender Zug.

Fig. 128. Nervenhügel eines Urodelen, halbschematisch. *a*, *a* Zellen der Epidermis, durch welche die Neuro-Epithelien *b*, *b* durchschimmern, *c* deren Endborsten. (Die peripheren Mantelzellen sind nicht abgebildet), *R* die hyaline Röhre, *N* der zutretende Nerv.

Die Vertheilung dieser Sinnesapparate erstreckt sich über den ganzen Körper, doch lassen sich im Allgemeinen gewisse, mit grosser Constanz auftretende Hauptzüge unterscheiden. Dies gilt z. B. für den Kopf, wo der Verlauf in der Regel so erfolgt, wie dies in der Figur 127 dargestellt ist; von hier aus setzen sich die Organe in metamerer Anordnung, und stets durch nervöse Längscommissuren unter einander verbunden, in einer oder mehreren „Seitenlinien" längs den Flanken des Körpers nach hinten fort bis zur Schwanzflosse (Fig. 126). Diesem Umstand verdanken sie den von manchen Autoren gebrauchten Namen der **„Seitenorgane"**; die im Bereiche

1) Im Moment, wo die Amphibien das Wasserleben aufgeben (Larvenmetamorphose), sinken die betr. Sinnesorgane in die tieferen Lagen der Haut herab und werden dadurch, dass die Epidermis über ihnen zusammenwächst, von der Aussenwelt abgeschlossen und gehen eine Rückbildung ein. Nach andern Autoren würden sie durch eine Röhre mit der freien Hautfläche in Verbindung d. h. geöffnet bleiben.

des Kopfes liegenden werden vom Trigeminus, die der Seitenlinie vom Vagus [1]) innervirt (vergl. das Capitel über die Gehirnnerven).

Die auf den Kopf beschränkten Nervensäckchen der Ganoiden und Nervenampullen der Selachier stellen besondere Modificationen der in Frage stehenden Sinnesorgane dar. Die ersteren sind sackförmige Einstülpungen der äusseren Haut, die letzteren dagegen besitzen die Form kleiner, an ihrem Grund ein- oder mehrfach aufgetriebener, „Ampullen" bildender Röhrchen. Beide beherbergen in ihrem Innern ein Sinnesepithel, von demselben Bau, wie ich ihn auf pag. 133 geschildert habe.

Was die Wirkungsweise dieser Sinnesapparate anbelangt, so lässt sich nur das mit Sicherheit behaupten, dass es sich dabei um Wahrnehmung mechanischer Reize (Erschütterung des umgebenden Wassers) handeln muss; in welcher Weise aber das betreffende Gefühl zu Perception gelangt, ist natürlich nicht festzustellen.

Von manchen Seiten ist schon an schallempfindende Funktionen gedacht worden und dass dieser Gedanke nicht so ohne Weiteres von der Hand zu weisen ist, werden wir beim Gehörorgane sehen.

b) Endknospen.

Während nun die oben geschilderten Organe starke Grössen- und Formdifferenzen zwischen den centralen und peripheren Zellen erkennen lassen (Fig. 125), existiren neben ihnen ganz ähnliche Organe, bei welchen aber beide Zellarten ganz gleich gestaltet sind. Dies sind die sogenannten **Endknospen.**

Sie sind bei sämmtlichen Fischen über den ganzen Körper, namentlich aber über die Kopfgegend, regellos zerstreut, treten aber von den Amphibien an nur noch in der Mundhöhle auf und kommen ausserhalb derselben nicht mehr vor. Sie stehen hier am Gaumen und auf den Papillae fungiformes der Zunge, bei Eidechsen und Blindschleichen noch ausserdem an der medialen Seite des Ober- und Unterkiefers. Bei Säugethieren endlich finden sie sich am weichen Gaumen, in der Rachenhöhle und am Kehldeckel bis in den Larynx hinein, am constantesten und zahlreichsten sind sie auch hier auf der Zunge, wo sie auf den Papillae vallatae, fungiformes, sowie auf der Papilla foliata sitzen.

Diese Organe fungiren von den Amphibien an als **Geschmacksorgane**, während sie auf der Fischhaut wahrscheinlich als Tastorgane wirken. Dies ist natürlich von dem Augenblicke an unmöglich, wo sie sich, wie dies ja auf der Zunge der Fall ist, vor der freien Epithelfläche etwas zurückziehen und nur noch durch Flüssigkeitsströme erreichbar sind.

1) Ob der Ramus lateralis Vagi aus dem Ganglion N. vagi aussprosst, oder ob er, wie die Mehrzahl der Autoren behauptet, aus einer Proliferation resp. Differenzirung der tieferen Zellschichten der Epidermis, d. h. in loco, entsteht, erscheint noch nicht sicher festgestellt.

2) Terminale Ganglienzellen.

Hier ist jede direkte Communication mit der Oberfläche der Epidermis auszuschliessen und es handelt sich um keine Stützzellen mehr.

Zum erstenmal begegnen wir zu Gruppen („Flecken") vereinigten **„Tastzellen"** bei ungeschwänzten Amphibien, wo sie, z. Th. auf kleinen Wärzchen stehend, über die Haut des ganzen Körpers verbreitet sind (Fig. 129 *aa*). Bei Reptilien liegen sie vorzugsweise im Bereich des Kopfes, an den Lippen, der Wangengegend und an der Schnauze, doch auch, wie z. B. bei Blindschleichen, über den ganzen Körper verbreitet. Bei Schlangen und ebenso bei Vögeln sind die Tastzellen auf die Mundhöhle (Zunge) und den Schnabel (Wachshaut) beschränkt, bei beiden aber treten sie schon viel enger zusammen und bilden förmliche Pakete, d. h. **„Tastkörperchen."** Diese sind von einer kernführenden, bindegewebigen Hülle umgeben und diese schickt Scheidewände in's Innere,

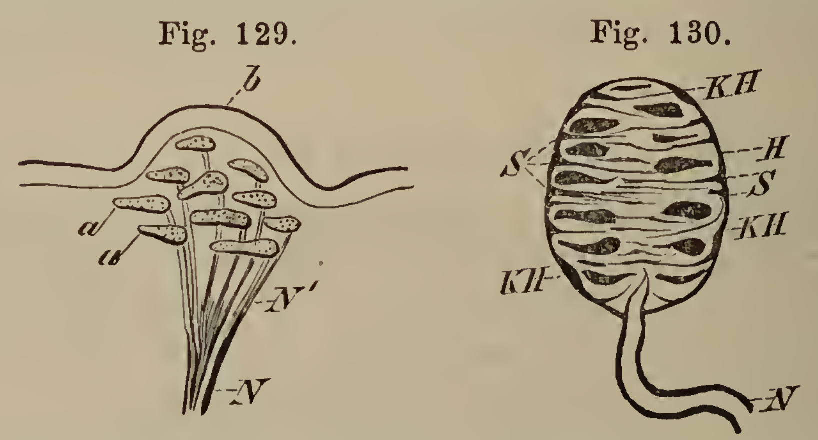


Fig. 129. Ein Tastfleck aus der Haut des Frosches, mit Zugrundelegung einer Figur Merkel's. *N* Zutretender Nerv, der bei *N*[1] seine Markscheide verliert. *a*, *a* Neuro-Epithelien, *b* Epidermis.

Fig. 130. Tastkörperchen aus der Vogelzunge. *N* Zutretender Nerv, *H* Aeussere Hülle mit Kernen (*KH*), *SS* Septa.

wodurch die einzelnen Tastzellen von einander theilweise abgekammert werden.

Bei Säugethieren liegen die Tastzellen entweder isolirt, wie z. B. an unbehaarten Körpertheilen, oder es handelt sich um ovale, aus einer mehrschichtigen, kernführenden Hülle gebildete Körperchen, in die ein Nerv eintritt, um sich darin knäuelartig aufzuwickeln und in einer oder mehreren terminalen Ganglienzellen zu endigen (Fig. 132).

Von den Reptilien an treten ausser den schon geschilderten Tastorganen noch sogen. Kolbenkörperchen (Vater-Pacini'sche- oder Herbst'sche Körperchen) auf. Sie unterliegen ausserordentlich zahlreichen Modificationen, bestehen aber alle im Wesentlichen aus einem vielschichtigen Lamellensystem (Fig. 131 *Q*, *L*), welches im Innern ein kolbenförmiges, aus einer Doppelreihe von Zellen bestehendes Organ einschliesst (Fig. 131 *IK*). Zwischen beiden Zell-

säulen liegt der Axencylinder mit seiner Protoplasmascheide. So erhält also letzterer den von aussen einwirkenden Druck erst indirekt, nemlich durch Vermittlung der Kolbenzellen. Derartige Organe finden sich bei Säugern überall in der Haut und zwar — im Gegensatz zu den Tastflecken und Tastkörperchen — stets in den tieferen Lagen des Coriums, ferner im Panniculus adiposus, im interstitiellen Bindegewebe und in den

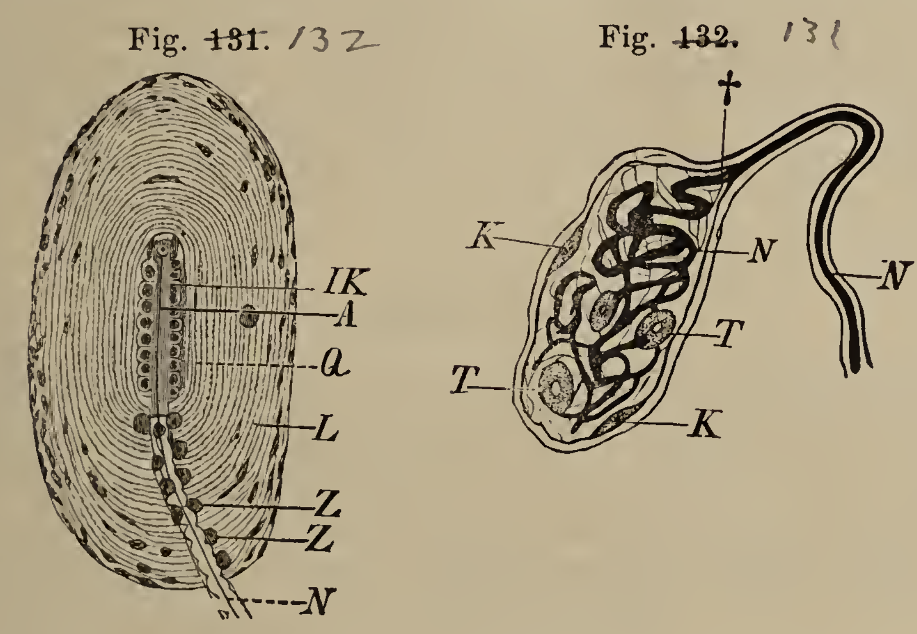


Fig. 131. Ein Tastkörperchen (Endkolben) aus der Conjunctiva eines Säugethiers. *N* Der austretende Nerv, welcher bei † sein Neurilemm an die Hülle des Tastkörperchens abgibt, *K*, *K* Kerne in der Hülle, N^1 Der sich aufknäuelnde und zu den Tastzellen *TT* tretende Nerv (Axencylinder).

Fig. 132. Ein Kolbenkörperchen aus dem Schnabel der Ente. Nach J. Carrière.

N Nerv, *ZZ* Runde Zellen der Nervenscheide, *L* Längs-, *Q* Querschicht der Umhüllungslamellen, *IK* Innenkolben mit den Zellsäulen, *A* Axencylinder mit Protoplasmamantel.

verschiedensten Organen der grossen Körperhöhlen, wie z. B. im Mesenterium, Mesocolon, dem Pankreas und in der Porta hepatis der Katze; ferner in den Fascien, Sehnen, im Vas deferens, im Periost, im Pericard und der Pleura, im Corpus cavernosum penis et urethrae, in der Flughaut der Fledermäuse etc. etc.

Keine Stelle der Vogelhaut entbehrt dieser Organe vollständig, besonders schön sind sie aber am Schnabel, an den Contur-, Schwanz- und Schwungfedern entwickelt. Im Schnabel finden sich auch sog. Grandry'sche Körperchen.

Bei allen Tastzellen, Tastkörperchen und Kolbenkörperchen handelt es sich um Organe des Tast- und Druckgefühls, oder, allgemeiner formulirt: um Vermittler der Hautgefühle.

Auf eine endgiltige Eruirung der die Temperaturempfindungen vermittelnden Nervenendigungen muss man wohl verzichten, es ist jedoch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass dabei sowohl die Tastzellen, als die in der Epidermis mit knöpfchenartiger Anschwellung frei endigenden Nervenfasern in Betracht kommen mögen (vergl. Fig. 124 *C*).

Litteratur. F. Leydig, *Ueber die Schleimcanäle der Knochenfische. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850.* Derselbe, *Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Nova acta acad. caes. Leopold. Carol. germ. nat. curios. 34. Bd. 1868.* M. Malbranc, *Sinnesorgane der Seitenlinie bei Amphibien. Z. f. wiss. Zool. XXVI. Bd. 1875.* Fr. Merkel, *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock 1880.* F. E. Schultze, *Ueber die becherförm. Organe der Fische. Z. f. wiss. Zool. XII. Bd. 1863.* Derselbe, *Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. VI. Bd. 1870.* G. Schwalbe, *Lehrb. der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1883.* B. Solger, *Seitenorgane der Fische. Arch. f. mikr. Anat. XVII. und XVIII. Bd.*

Geruchsorgan.

In seiner einfachsten Form stellt das Geruchsorgan eine paarige, oberhalb der Mundspalte gelegene, grubige Einsenkung des Integumentes dar. Aus der Tiefe tritt ein Nerv an den Grund dieser Grube, macht eine gangliöse Anschwellung und strahlt in die betreffenden Sinneszellen (**Riechzellen**) aus. Letztere sind — und dadurch fallen sie unter einen und denselben morphologischen Gesichtspunkt mit den Geschmacksknospen — phylogenetisch aus den Endknospen des zur primitiven Riechgrube eingestülpten Integumentes hervorgegangen zu denken („Geruchsknospen“). Anfangs (d. h. bei Fischen und Urodelen) noch durch epitheliales Zwischengewebe von einander getrennt, kommt es durch allmäligen Schwund des letzteren von den Anuren an zu einer diffusen, im Sinne einer Flächenvergrösserung zu deutenden Anlage des Riechepithels. Die neben den Sinneszellen vorhandenen Wimperzellen sorgen für stetige Erneuerung des die Geruchsstoffe führenden äusseren Mediums, mag dasselbe aus Wasser oder aus Luft bestehen (Fig. 133 *R, E*).

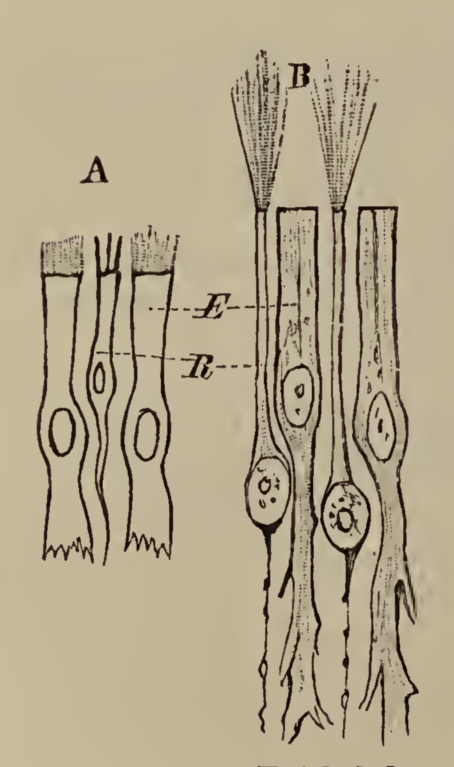


Fig. 133. Epithel der Riechschleimhaut, *A* von Petromyzon Planeri, *B* von Salamandra atra. *R* Riechzellen, *E* Epithelzellen.

Während nun das Geruchsorgan sämmtlicher Fische jene oben beschriebene, einfache, blindsackartige Form aufweist, kommt es schon von den Dipnoërn an zu einer Durchbrechung des Riechsackes gegen die Mundhöhle zu. In Folge dessen kann man hier vordere (Nares) und hintere Nasenlöcher (Choanen) unterscheiden und indem so ein Weg geschaffen ist, durch welchen das umgebende Medium frei hindurchströmen kann, tritt das Geruchsorgan in wichtige Beziehungen zum Respirationsapparat.

Diese Thatsache und die oben schon erwähnten genetischen Verhältnisse des Riechnerven, sowie endlich die architectonischen und histologischen, durch den Besitz von Endknospen mit der Kiemenschleimhaut übereinstimmenden Verhältnisse der Riechschleimhaut bei Fischen, haben zu dem Versuche geführt, die Riechgrube mit einer praeoralen, primitiven Kiemenöffnung zu parallelisiren [1]).

So plausibel dies auch klingt, so ist ein direkter Beweis für die Berechtigung dieser Annahme bis jetzt noch nicht geliefert.

Fische. Bei Petromyzonten (Fig. 48 *N, Na*) und Myxinoiden stellt das Riechorgan einen, dicht vor dem Schädelcavum gelagerten, äusserlich unpaaren Sack dar, welcher durch eine mehr oder weniger lange, kaminartige Röhre auf der Dorsalfläche des Vorderkopfes ausmündet. Gleichwohl aber weist der innere Bau, sowie der doppelte Olfactorius darauf hin, dass auch das Riechorgan der Cyclostomen aus einer ursprünglich paarigen Anlage hervorgegangen sein muss [2]).

Bei Selachiern nimmt das Geruchsorgan eine den Cyclostomen gegenüber geradezu entgegengesetzte Lage ein, nemlich an der Unterfläche der Schnauze. Es ist von hier an durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch paarig und erhält von Seiten des Kopfskeletes eine mehr oder weniger vollständige, knorpelige oder knöcherne Umhüllung.

Von den Ganoiden an treffen wir es stets in denselben Lagebeziehungen zum Schädel, nemlich zwischen Auge und Schnauze, entweder seitlich oder mehr dorsal gelagert. Im Lauf ihrer Entwicklung zerfällt jede äussere Nasenöffnung dieser Fische durch einen auswachsenden Hautlappen in zwei Abtheilungen, eine vordere und eine hintere (Fig. 134 *a, b* und Fig. 135 *AN, AN*[1]). Die

Fig. 134. Fig. 135.

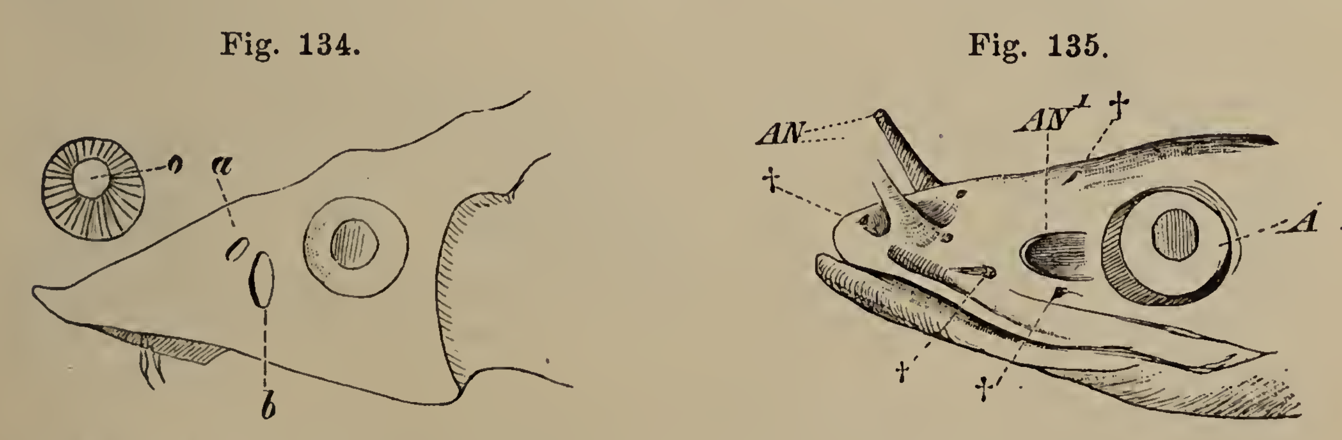


Fig. 134. Aeussere Nasenöffnung von Accipenser sturio. *a* Vordere, *b* hintere Oeffnung, *o* die isolirte Faltenrosette.

Fig. 135. Vorderkopf des Polypterus. *A* Auge, *AN*, *AN*[1] Apertura nasalis externa anterior und posterior. † † † Oeffnungen der „Schleimkanäle".

---

1) Bei dieser Annahme hätte man das Verhalten der Myxinoiden und Dipnoër als das ursprüngliche, dasjenige aller übrigen Fische als das erst secundär erworbene zu betrachten.

2) Ob der in die Mundhöhle sich öffnende Nasengaumengang der Myxinoiden mit der Choanenbildung der höheren Vertebraten direkt vergleichbar ist, scheint bis jetzt noch nicht sicher ausgemacht.

vordere liegt häufig auf der Spitze einer tentakelartigen, von Flimmerzellen ausgekleideten Röhre und der Abstand zwischen ihr und der hinteren Oeffnung ist ein ausserordentlich wechselnder, je nach der schmäleren oder breiteren Anlage des soeben erwähnten Hautlappens.

Das Geruchsorgan des Polypterus erreicht die höchste Entwicklungsstufe unter allen Fischen. Es stellt keine einfache, sackförmige Einsenkung dar, sondern besteht aus sechs, durch complicirte Septa von einander getrennten und um eine central liegende Spindel radienartig gruppirten Fächern. Der Querschnitt erscheint dem entsprechend wie der einer Pomeranze. Medianwärts liegt noch ein kurzer wurstförmiger Appendix, welcher von dem übrigen Apparat ganz abgeschlossen ist und einen besondern Zweig des Olfactorius erhält.

Die Schleimhaut der Fischnase erhebt sich stets zu einem mehr oder weniger complicirten System von Falten, die entweder eine quere, radiäre, rosettenartige oder longitudinale (im Sinne der Schädelaxe) Anordnung besitzen können. Auf ihnen findet die Ausbreitung des Olfactorius statt und alle haben denselben Zweck, nemlich eine Vergrösserung der Riechfläche zu bewirken.

Dipnoër und **Amphibien.** Während das Riechorgan bei Dipnoërn und Perennibranchiaten in Form einer soliden oder zierlich durchbrochenen Knorpelblase noch ausserhalb des eigentlichen Craniums gelegen (Fig. 52 und 136 *NK* und *N*) und noch

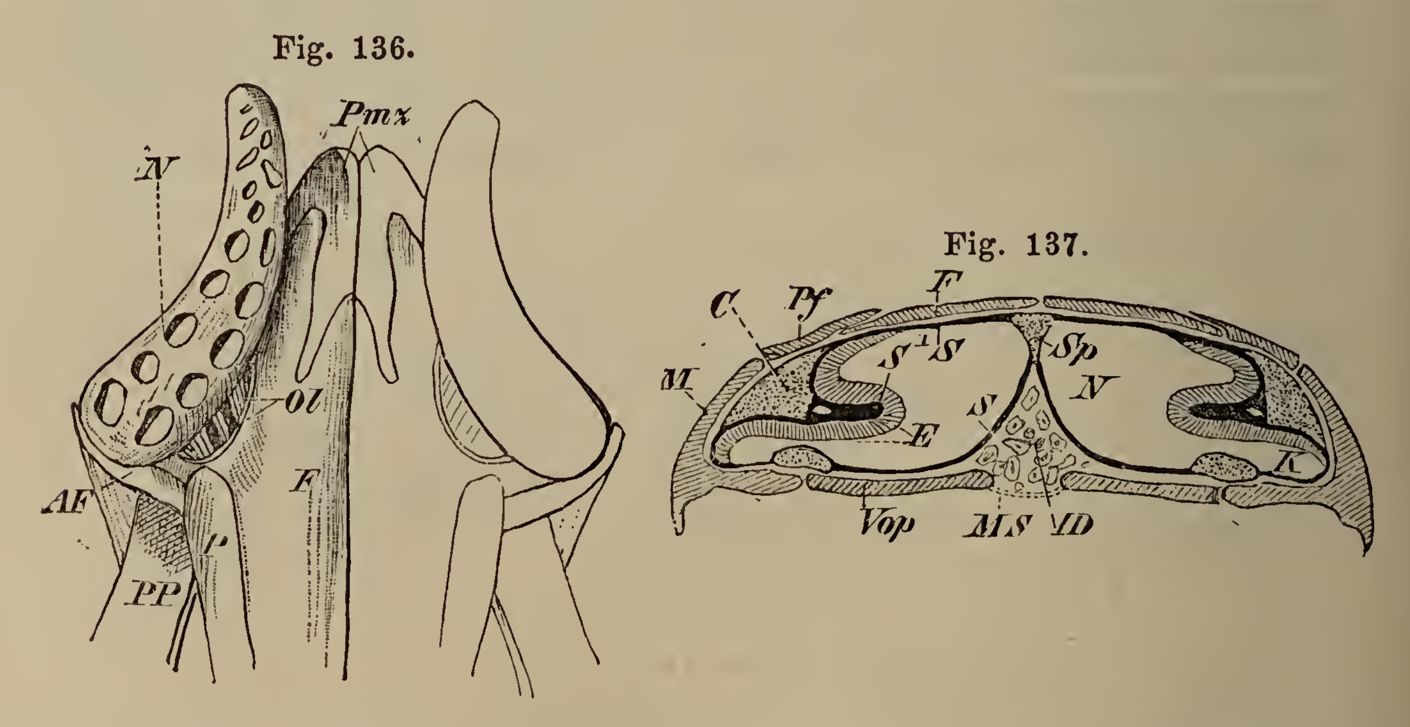


Fig. 136. Riechorgan von Menobranchus lat., von der Dorsalseite. *N* Riechsack, *Ol* Olfactorius, *Pmz* Praemaxillare, *F* Frontale, *P* Fortsatz des Parietale, *PP* Pterygo-palatinum, *AF* Antorbitalfortsatz.

Fig. 137. Querschnitt durch die Riechhöhlen von Plethodon glutinosus. *S S* Riechschleimhaut, *N* Haupthöhle der Nase, *K* Kieferhöhle, *C* hyalinknorpeliger, *S*1 fibröser Theil der Concha nasalis, welche das Riechepithel *E* weit in die Nasenhöhle vorstülpt, *ID* Intermaxillardrüse durch die Mundschleimhaut (*MS*) vom Cavum oris abgeschlossen, *F* Frontale, *Pf* Praefrontale, *M* Maxilla, *Vop* Vomero-palatinum, *Sp* Septum nasale.

mit den uns von den Fischen her bekannten Schleimhautfalten ausgerüstet ist, finden wir es bei allen übrigen Amphibien in das Schädelskelet mit einbezogen und zugleich in direkter Axenverlängerung an das Vorderende des Cavum cranii angeschlossen.

Zugleich treten **Muschelbildungen** (Fig. 137 *C, S, E*), d. h. in das Cavum nasale einspringende Adnexa des Kopfskelets auf und bewirken so eine Vergrösserung der Riechfläche.

Bei geschwänzten Amphibien nur in ihren ersten schwachen Spuren angedeutet, erreichen diese Bildungen bei Anuren und namentlich bei Gymnophionen eine ausserordentlich starke Ausbildung, so dass hier das Cavum nasale in ein complicirtes System von Höhlen und Spalträumen umgewandelt wird. Stets aber — und dies gilt auch schon für alle Derotremen und Salamandrinen — kann man eine Haupthöhle und eine Nebenhöhle unterscheiden; letztere könnte auch, weil im Os maxillare gelegen, als Kieferhöhle bezeichnet werden. Sie schnürt sich bei gewissen Gymnophionen von der Haupthöhle sogar ganz ab und erhält einen besonderen Zweig des Olfactorius, so dass man hier also jederseits zwei ganz getrennte Nasenhöhlen mit je zwei Riechnerven zu unterscheiden hat. Ich komme später darauf zurück.

Ein weiterer, neuer Erwerb sind die unter der Riechschleimhaut gelegenen diffusen und auch zu grösseren, einheitlichen Organen vereinigten **Drüsen.** Sie münden entweder direkt in die Nasenhöhle und bewirken hier mit ihrem Sekret eine für die Sinnesepithelien unentbehrliche, bei Fischen und Dipnoërn noch vom äusseren Medium geleistete Anfeuchtung der Mucosa, oder sie entleeren ihr Sekret in den Rachen, beziehungsweise in die Choanen.

Letztere liegen stets ziemlich weit vorne am Gaumen und werden dort grösstentheils vom Vomer und wohl auch vom Palatinum umrahmt.

Endlich wäre noch des Thränennasenganges zu gedenken, welcher vom vorderen Winkel der Orbita ausgehend, die laterale Nasenwand durchsetzt und also von der Oberkieferseite her in das Cavum nasale ausmündet. Er leitet die Thränenflüssigkeit aus dem Conjunctivalsack des Auges in die Nasenhöhle und entsteht bei allen Vertebraten, von den Salamandrinen an, als eine von der Epidermis sich abschnürende und in die Cutis einwachsende Epithelleiste, welche sich erst secundär höhlt.

Reptilien. Das einfachste Riechorgan besitzen die Lacertilier, Scinke und Ophidier. Die Nasenhöhle der beiden erstgenannten Gruppen zerfällt in zwei Abtheilungen, in eine äussere (vordere), kleinere und eine innere (hintere), viel geräumigere. Jene kann man als Vorhöhle, diese als Riechhöhle bezeichnen; nur letztere ist mit Sinneszellen ausgestattet, erstere dagegen mit gewöhnlichem, epidermoidalem Plattenepithel belegt und gänzlich drüsenlos.

Von der Aussenwand der innern Nasenhöhle springt eine grosse, medianwärts leicht umgerollte Muschel weit in's Lumen herein und diese ist auch bei Ophidiern, welchen eine eigentliche Vorhöhle

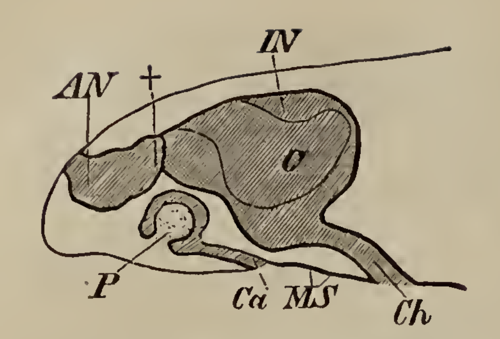


Fig. 138. Schematische Darstellung des Geruchsorganes einer Eidechse, Sagittalschnitt. *AN*, *IN* Aeussere und innere Nasenhöhle, † Röhrenartige Verbindung zwischen beiden, *Ch* Choane, *Pa* Papille des Jakobson'schen Organes, *Ca* dessen Communication mit der Mundhöhle, *MS* Mundschleimhaut.

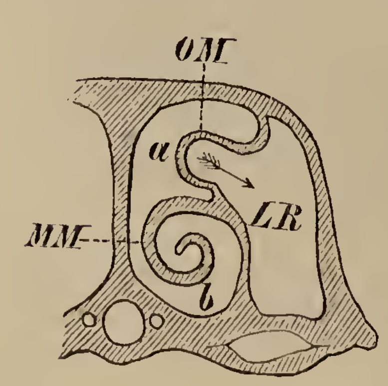
abgeht, gut entwickelt und ist als von den Amphibien her vererbt zu betrachten.

In ihrem Innern liegt eine grosse Drüse, welche auf der Grenze von Höhle und Vorhöhle ausmündet. Unter der Muschel mündet der Thränennasengang, doch kann dieser auch am Dache der Rachenhöhle (Ascalaboten) oder in die Choane ausmünden (Ophidier).

Bei den Schildkröten begegnet man einem eben so complicirten, als wechselnden Verhalten der Nasenkapsel. So zerfällt sie z. B. bei den Seeschildkröten jederseits in zwei übereinander liegende Gänge, die aber des durchbrochenen Septums wegen unter sich in Verbindung stehen. Im Gegensatz zu dem verhältnissmässig drüsenarmen Riechorgan der Saurier und Ophidier, ist dasjenige der Chelonier durch einen ungewöhnlichen Drüsenreichthum ausgezeichnet.

Von den Crocodiliern an macht sich bei dem Geruchsorgan immer mehr das Bestreben bemerklich, den bis jetzt eingenommenen Platz vor dem Gehirn aufzugeben und sich, gleichen Schritt haltend mit dem Vorwachsen des Gesichtsschädels und mit der Gaumenbildung, immer weiter nach hinten auszudehnen und sich zugleich unter das Gehirn resp. die Schädelbasis hinunterzuschieben.

Wie bei den bis jetzt betrachteteten Wirbelthieren, so findet sich auch bei den Crocodiliern nur eine einzige ächte Muschel, lateralwärts davon liegt aber noch eine zweite Prominenz, die man als Pseudoconcha bezeichnet[1]). Die Nasenhöhle der Crocodilier zerfällt nach hinten in zwei übereinander liegende Räume, wovon der obere die eigentliche, von Sinnesepithelien ausgekleidete Riechhöhle, der untere dagegen nur eine Pars respiratoria darstellt. Mit der Nasenhöhle stehen gewisse Nebenräume in Verbindung, welche aber nur die Bedeutung von Lufträumen haben. Eine grosse, in der Höhle des Oberkiefers liegende Drüse mündet, ähnlich wie bei Sauriern und Ophidiern, in die Nasenhöhle.



Vögel. Wie den Sauriern, so kommt auch allen Vögeln eine tiefer liegende, von Pflasterepithel ausgekleidete Vorhöhle und eine eigentliche, höher gelagerte Riechhöhle zu. Auch sie besitzen nur eine einzige,

Fig. 139. Querschnitt durch die rechte Nasenhöhle des kleinen Würgers. *OM*, *MM* Obere und mittlere Muschel, *a* oberer-, *b* unterer Nasengang, *LR* Luftraum, der sich in die obere Muschel fortsetzt und diese vorbaucht.

1) Der Begriff der Pseudoconcha wird beim Geruchsorgan der Vögel erörtert werden.

ächte Muschel, insofern man darunter eine freie, selbständige, durch Skeletmasse gestützte Einragung ins Cavum nasale versteht. Im Gegensatz dazu stellen die zwei übrigen Prominenzen, wovon die eine[1]) mit der ächten Concha in der eigentlichen Riechhöhle, die andere aber in der Vorhöhle liegt, gerade so wie die Pseudoconcha der Crocodilier, eine Vorbauchung der ganzen Nasenwand dar.

Die wirkliche Muschel, welche meist aus Knorpel, seltener aus Knochen besteht, unterliegt bezüglich ihrer Form zahlreichen Schwankungen. Entweder stellt sie nur einen mässigen Vorsprung dar, oder rollt sie sich mehr oder weniger (bis zu drei Umgängen) auf. Unten und vorne von ihr mündet der Thränennasengang aus. Ueber die Möglichkeit ihrer Parallelisirung mit der Muschel der Urodelen und Reptilien kann kein Zweifel existiren.

Die sogen. äussere Nasendrüse der Vögel liegt nicht im Bereich des Oberkiefers, sondern auf den Stirn- oder Nasenbeinen.

Säuger. Durch viel bedeutendere Entfaltung des Gesichtsschädels gewinnt hier das Cavum nasale an Tiefe und Höhe und dadurch ist der Ausbreitung des sogen. Siebbeinlabyrinths ein viel freierer Spielraum gegeben. Einerseits zwischen den beiden Augenhöhlen, andrerseits zwischen Basis cranii und dem Dache der Mundhöhle, dem Palatum durum, gelegen, erzeugt das Siebbein eine Menge zelliger, wabiger, von Schleimhaut ausgekleideter Räume („Labyrinth"), so dass gegen das Cavum nasale herein die mannigfachsten knorpelig-knöchernen Ausbuchtungen und Vorsprünge entstehen. Die Grundzahl dieser „Riechwülste", welche sich in besonders typischer Ausprägung bei Beutelthieren finden, ist fünf. Sie sind in einer schiefen, von hinten und oben nach vorne und unten gehenden Richtung angeordnet und da der vorderste Wulst nie mehr von Riechepithel überzogen wird, so soll er mit dem Namen der vorderen Muschel bezeichnet werden.

Die vier übrigen typischen Ethmoidalwülste können nun als solche fortbestehen oder fliessen die zwei oberen und die zwei unteren zu je einer Muschel zusammen, die man dann ihrer Lage nach, beim Menschen als obere und mittlere bezeichnet. Häufig bleiben aber auch hier die beiden obersten, primären Muscheln zeitlebens von einander getrennt, so dass man in diesem Fall nicht nur von einer Concha superior, sondern auch noch von einer Concha suprema sprechen kann. Auch die „mittlere Muschel" kann ganz oder wenigstens spurweise in ihre zwei ursprüngliche Componenten getrennt bleiben.

Während die obere und mittlere Muschel des Menschen, beziehungsweise die vier primitiven oberen Riechwülste der Säugethiere als neue Erwerbungen zu betrachten sind, ist die untere Muschel, unter welcher stets der Thränennasengang ausmündet, als ein altes Erbstück von den niederen Vertebraten her aufzufassen.

---

1) Ihr Binnenraum communicirt mit einem im vorderen Orbitalraum gelegenen Luftsinus.

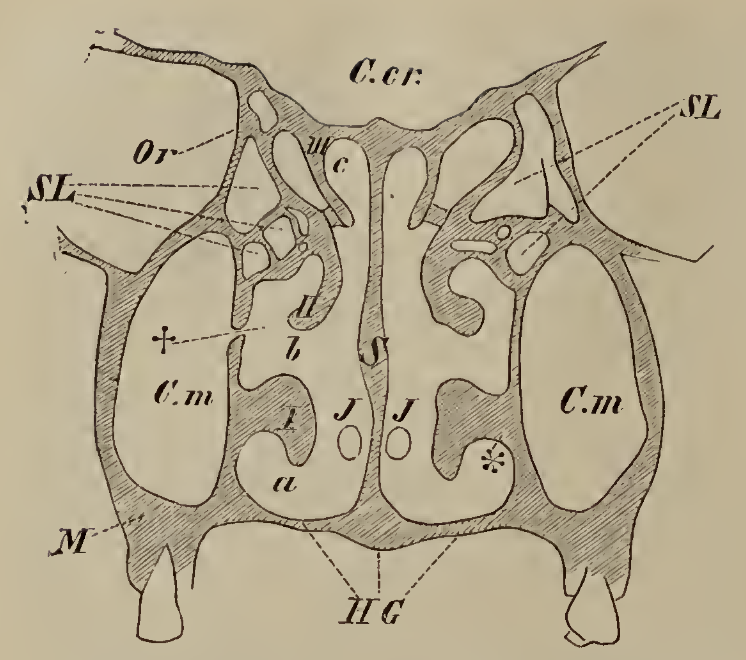


Fig. 140. Frontalschnitt durch die menschliche Nasenhöhle. *I, II, III* Untere, mittlere und obere Muschel, *a, b, c* unterer, mittlerer und oberer Nasengang, *S* Septum nasale, *J J* Lage des Jakobson'schen Organes, * Ausmündungsstelle des Thränennasenganges, † Eingang ins Cavum maxillare (*C. m*), *SL* Siebbein-Labyrinth, *HG* Harter Gaumen, *C. cr.* Cavum cranii, *M* Maxilla.

Sie entspricht der einzigen ächten Muschel der Urodelen, Reptilien und Vögel und stellt bei Säugern (Mensch) einen selbständigen, am Eingang des Antrum maxillare s. Highmori liegenden Knochen (Os turbinatum) dar (Fig. 140 *J, J*).

Beim Menschen zerfällt das Cavum nasale durch die drei Muscheln jederseits in drei übereinander liegende Gänge, wovon aber nur die zwei oberen (Fig. 140 *b, c*) die Luft mit den Riechstoffen zum Siebbeinlabyrinth, d. h. zur eigentlichen Pars olfactoria der Nase leiten, während der untere Gang nur die Pars respiratoria der Nase darstellt (Fig. 140 *a*).

Die Nasenhöhle der Säugethiere steht, abgesehen von der uns schon von den niederen Wirbelthieren her bekannten Communication mit der Maxillarhöhle, mit benachbarten Höhlräumen, so z. B. beim Menschen mit den Stirn-, Siebbein- und Keilbeinhöhlen in Verbindung. Ein Theil dieser Höhlen entsteht erst nach der Geburt und erreicht die grösste Ausbildung oft erst nach vollendetem Körperwachsthum.

Ihre Schleimhautauskleidung steht mit der der Nasenhöhle in direkter Verbindung, und dasselbe gilt auch für die drüsigen Organe, welche übrigens hier nie mehr jene starke, in grösseren Drüsencomplexen sich äussernde, Entwicklung zeigen, wie sie uns bei niederen Wirbelthieren begegnet ist.

Sehr characteristisch für das Geruchsorgan der Säugethiere ist das Auftreten einer **äusseren Nase**, die wir uns aus der Vorhöhle der Reptilien- und Vogelnase herausentwickelt zu denken haben. Sie beruht auf weit ausspringenden Ossa nasalia und einem besonderen, vom Ethmoid ausgehenden Knorpelgerüste. Die äussere Nase unterliegt den mannigfachsten functionellen Anpassungen und kann zu einem rüsselartigen Organ oder selbst zu einem wirklichen Rüssel auswachsen und so durch ihren Nervenreichthum zu einem feinen Tast-, ja selbst zu einem Greifapparat werden. Immer steht sie unter der Herrschaft einer (oft sehr stattlichen) Muskulatur.

Jakobson'sche Organe.

Unter den Jakobson'schen Organen versteht man eine vom Cavum nasale schon in embryonaler Zeit sich gänzlich abschnürende, paarige Nebennasenhöhle, die vom Olfactorius und Trigeminus versorgt wird und durch eine besondere Oeffnung mit der Mundhöhle in Verbindung steht. Diese Bedingungen erfüllt vollkommen der oben schon erwähnte, von der Maxillarhöhle der Schleichenlurche umschlossene Nebennasenraum und dass dieser dem Maxillar-Raum sämmtlicher Wirbelthiere als homolog zu erachten ist, kann Niemand bezweifeln. Bei keinem andern Vertebraten aber kommt es zu einer derartigen Abkammerung, sondern wir sehen im Gegentheil, je weiter wir in der Wirbelthierreihe emporsteigen, das Cavum maxillare sich immer mehr dem Riechorgan, nach der physiologischen Seite hin, entfremden, sein Riechepithel verlieren und schliesslich auf die Stufe eines einfachen Luftraumes herabsinken.

Unabhängig von dem Jakobson'schen Organe der Gymnophionen existiren nun bei Sauriern und Schlangen gewisse Apparate, die ebenfalls in obgenanntem Sinne zu deuten sind. Sie liegen, wie ein Blick auf die Figur 138 *P* lehrt, zwischen dem Boden der Nasen- und dem Dach der Mundhöhle und stellen eine kleine paarige, von Riechepithel ausgekleidete Höhle dar, von deren Boden sich eine Papille erhebt und welche durch eine besondere Oeffnung vor der Choane in die Mundhöhle ausmündet.

Bei Crocodiliern, Schildkröten und Vögeln sind keine Jakobson'schen Organe nachgewiesen, wohl aber existiren sie in weitester Verbreitung bei Säugethieren, und zwar vorzugsweise bei Nagern, Wiederkäuern und Einhufern. Hier handelt es sich stets um zwei basalwärts vom Septum nasale liegende, von Knorpelkapseln (Huschke'sche Pflugscharknorpel) gestützte Röhren, welche hinten blind geschlossen sind, vorne dagegen durch die den Zwischenkiefer durchbohrenden Stenson'schen Gänge (Canales incisivi) in die Mundhöhle einmünden.

Diese Organe sind auch beim Menschen, sowohl in embryonaler, als in späterer Zeit, nachgewiesen, doch stellen sie hier nur hohle Ausstülpungen der Septalschleimhaut dar und entbehren knorpeliger Stützen. Bei acht Wochen alten menschl. Embryonen sind die zutretenden, in die epitheliale Auskleidung ausstrahlenden Olfactoriuselemente deutlich nachzuweisen, vom vierten Monate an gehen sie aber schon einer Rückbildung entgegen.

Was die physiologische Aufgabe der Jakobson'schen Organe betrifft, so mag sie darin bestehen, die in die Mundhöhle eingebrachten Speisen unter direkte Controle des Riechnerven zu stellen. Man erinnert sich dabei unwillkürlich des Volksausdruckes: „es schmeckt etwas gut", anstatt es riecht gut.

Der Spritzapparat der Gymnophionen.

Bei den Schleichenlurchen existirt ein höchst merkwürdiges

Organ, das sowohl zur Nasenhöhle, als zur Orbita in den engsten topographischen Beziehungen steht und welches aus diesem Grund wohl am besten an dieser Stelle zur Besprechung kommt.

Es handelt sich um eine, in der Orbita gelegene, fibröse, von starken Muskeln umsponnene Blase (Fig. 141, 142 *Cg, Mc*), die sich nach vorne in einen Canal des Oberkiefers hinein röhrenartig verlängert und an der freien Wangenfläche, in der Nähe der Schnauze, ausmündet. Diese schlauchartig verlängerte Partie besteht aus zwei in einander steckenden, fibrösen Röhren (Fig. 142 *IS*, *AS*):

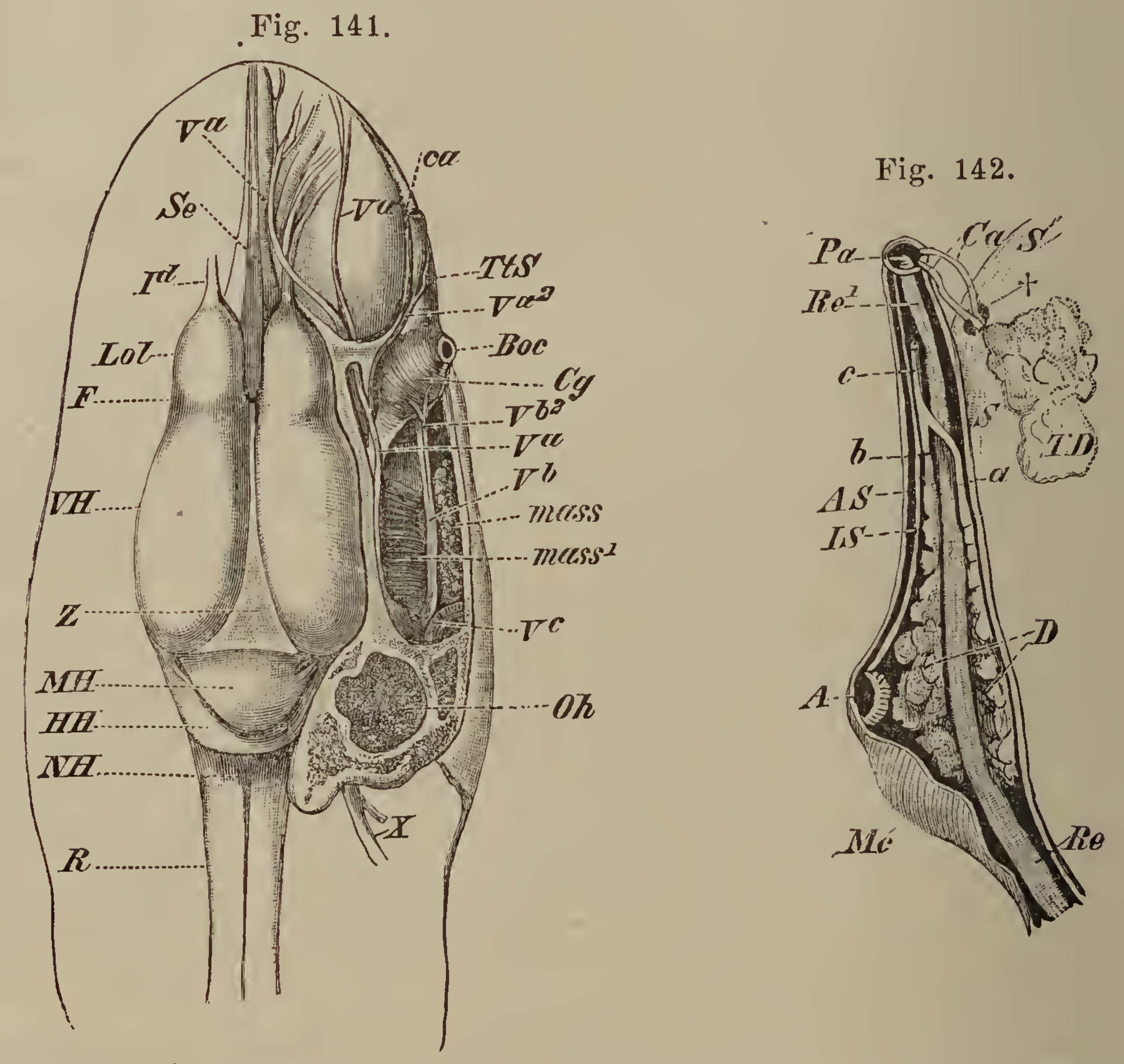


Fig. 141. Gehirn von Epicrium glutinosum in situ, dorsale Ansicht. *VH* Vorderhirn, durch eine Furche (*F*) von den Riechlappen (*Lol*) abgesetzt, *Z* Zirbel, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *Se* Septum nasale, I^d dorsales Riechnervenpaar, V^a, V^b, V^c erster, zweiter und dritter Ast des Trigeminus, V^{a1} und V^{a2} Seitenäste des ersten Astes, wovon sich der eine zur Riechschleimhaut, der andere zur Scheide (*TtS*) des Tentakels begiebt. Der die Tentakeldrüse umwickelnde Constrictor (*Cg*) wird von einem Seitenaste des zweiten Trigeminus versorgt. *X* Vagus, *ca* Ausführungskanäle der Nasendrüse, welche sich in die Tentakelscheide einsenken. *Boc* Bulbus oculi, *mass* $mass^1$ die zwei Portionen des Masseter, *Oh* Ohrkapsel.

Fig. 142. Der sogenannte Tentakel von Coecilia oxyura von der Dorsalseite geöffnet. Linke Seite. *Mc* Musculus constrictor, *Re* Musculus retractor, welcher bei Re^1 sehnig wird und in die Leiste oder Papille *Pa* einstrahlt, *D* Die von dem Constrictor umschlossene, grosse Drüse mit ihren zwei Ausführungsgängen (*a*, *b*), welche weiterhin zu einem einzigen Gang (*c*) confluiren, *IS*, *AS* Innere und äussere fibröse Röhre, *A* Auge, *S*, *S* Schädel mit der hindurchschimmernden, in der Nasenhöhle liegenden Tentakeldrüse *TD*. Bei † treten deren Ausführungsgänge (*Ca*) aus dem Schädel heraus, um sich nach kurzem Lauf in die Tentakelscheide einzusenken.

Das Innere des ganzen Organs wird durchzogen von einem als Retractor wirkenden Längsmuskel (Fig. 142 *Re, Re*[1]) und dieser strahlt in eine an der obgenannten Wangenöffnung gelegenen Papille (*Pa*) aus.

Rings um den ebengenannten Muskel gruppirt sich in dem blasenartig erweiterten Abschnitt des Organs eine mächtige Drüse (*D*), welche ihr Sekret in das Lumen des schlauchförmigen Abschnittes entleert (Fig. 142 *a, b, c*). Eine zweite, in der Maxillarhöhle eingebettete, mächtige Drüse (Fig. 142 *TD*) durchbohrt mit ihren Ausführungsgängen die Seitenwand des Oberkieferknochens und mündet ebenfalls in den schlauchförmigen Abschnitt des Organs und zwar kurz vor dessen peripherem Ende, gerade an der Stelle der oben erwähnten Papille. Die erste Drüse kann man als Orbital-, die zweite als Tentakeldrüse bezeichnen.

Worin die physiologische Aufgabe dieses, in der Thierreihe ganz isolirt dastehenden Apparates besteht, ist bis jetzt nicht mit Sicherheit zu bestimmen. Wahrscheinlich handelt es sich um einen Spritzapparat und dadurch, falls sich das Drüsensekret als ein giftiges herausstellen sollte, um eine Vertheidigungswaffe, welche zusammt dem ungemein fein ausgebildeten Geruchsorgan mit dem nicht funktionirenden Seh- und Gehörorgan (bis zu einem gewissen Grade wenigstens) in Correlation zu bringen sein wird. Dass es sich dabei, wie man früher annahm, um einen „Tentakel", also um ein Fühlorgan handeln sollte, ist nicht wahrscheinlich, da hiefür die betreffenden Nerven und Sinnesepithelien nicht nachzuweisen sind.

Litteratur. G. Born, *Zahlreiche Abhandlungen über den Bau der Nasenhöhle der Amphibien, sowie über den Thränennasengang sämmtlicher Hauptgruppen der Wirbelthiere in Morphol. Jahrb. Bd. II, V, VIII.* C. Gegenbaur, *Ueber die Nasenmuscheln der Vögel. Jen. Zeitschr. Bd. VII. 1873.* A. Kölliker, *Ueber die Jakobson'schen Organe des Menschen. Grat.-Schrift der Würzburger med. Facultät für Rinecker 1877.* Derselbe, *Zur Entwickl. d. Auges und Geruchsorganes menschl. Embryonen. Gratul.-Schrift für die Züricher Universität. 1883.* F. Leydig, *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.* G. Schwalbe, *Ueber die Nasenmuscheln der Säugethiere und des Menschen. Sitz.-Ber. der physic.-oecon. Gesellsch. zu Königsberg. XXIII. 1882.* Derselbe, *Lehrb. der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1883.* R. Wiedersheim, *Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.* Derselbe, *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.* J. Blaue, *Untersuch. üb. d. Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentl. üb. Endknospen als Endapparate des Nerv. olfactorius. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884.*

Sehorgan.

Im Gegensatz zu den Wirbellosen, wo das Sehorgan aus einem Differenzirungsprocess der Ektoderm- resp. der Hypodermiszellen hervorgeht, bilden sich, wie auf pag. 107 schon angedeutet, die lichtempfindenden Elemente des Wirbelthierauges aus einer paarigen Ausstülpung des primären Vorderhirnbläschens (Fig. 143 *A, ABl*).

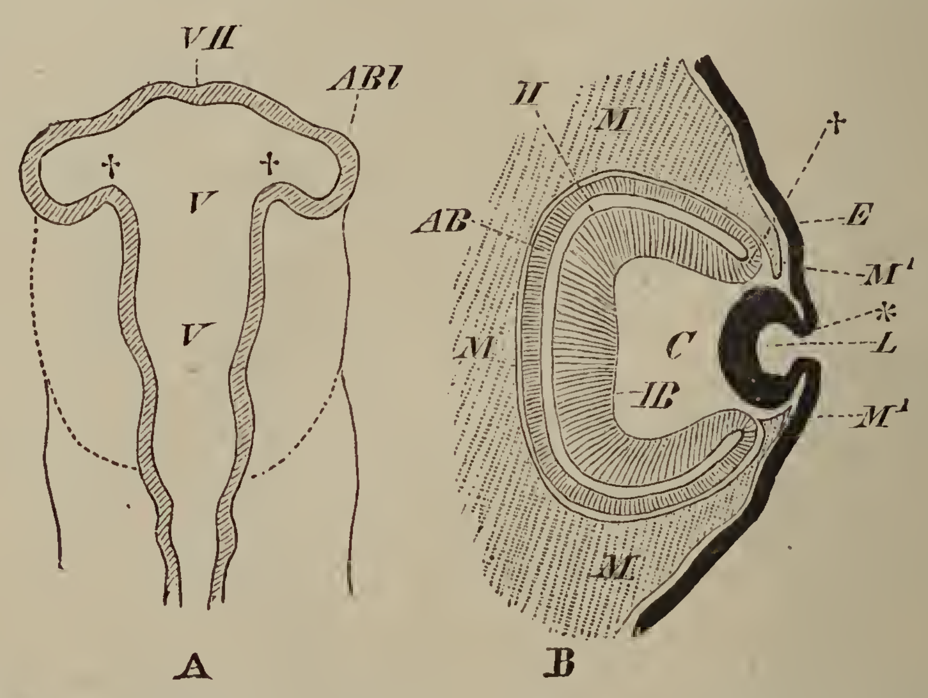


Fig. 143 **A**. Anlage der primitiven Augenblasen (*ABl*), *VH* Vorderhirn, *V*, *V* Ventrikelraum des Gehirns, welcher bei † † mit der Höhle der primitiven Augenblase in weitester Communication steht.

B Halbschematische Darstellung der secundären Augenblase und der vom Ektoderm sich abschnürenden Linse. *IB* Inneres Blatt der secundären Augenblase, aus welchem die Retina entsteht, † Umschlagstelle desselben in das äussere Blatt (*AB*), aus welchem das Pigmentepithel hervorgeht, *H* Höhle der secundären Augenblase, *L* Linse, welche als becherartige Einsenkung vom Ektoderm (*E*) aus entsteht, * Umschlagsrand des Ektoderms, *M*, *M* Mesodermales Gewebe, welches bei M^1, M^1 zwischen Epidermis und der davon sich abschnürenden Linse hineinwuchert und sich zur hinteren Schicht der Cornea sowie zur Iris differenzirt. *C* Vom Glaskörper erfüllter Raum zwischen Linse und Retina.

Jene Ausstülpung wird als **primäre Augenblase** bezeichnet und indem diese gegen die äusseren Bedeckungen des Kopfes heranwächst, zieht sich die Verbindungsbrücke mit dem Gehirn mehr und mehr aus, verliert allmälig ihre Höhlung, wird strangartig und lässt aus sich den Sehnerv hervorgehen.

An der Stelle, wo die Blase die Epidermis berührt, beginnt letztere zu wuchern und stülpt in Gestalt eines anfangs hohlen, später aber compact werdenden Zellpaketes die vordere Wand der Blase so ein, dass ein doppelwandiger Becher, oder, wie der Ausdruck gewöhnlich lautet, eine **secundäre Augenblase** daraus resultirt (Fig. 143 *B*).

Indem dann später die innere und äussere Wand derselben (Fig. 143 *B, IB* und *AB*) mit einander verwachsen, wird aus der

ersteren die definitive lichtpercipirende Haut, d. h. das Sinnesepithel der **Retina**, aus der letzteren dagegen das sogen. **Pigment-Epithel.**

Die weiteren Entwicklungsvorgänge gestalten sich nun so, dass sich jenes obenerwähnte, epidermoidale Zellpaket in die Augenlinse (Lens crystallina) differenzirt, von seinem Mutterboden, dem Ektoderm, abschnürt und das Innere der Augenblase mehr und mehr erfüllt (Fig. 143 *B, L*). Was an Raum übrig bleibt, wird von mesodermalem, an der ventralen Circumferenz der secundären Augenblase, durch den sogen. Chorioidealschlitz einwucherndem Gewebe eingenommen, und aus letzterem gehen der der Linse gegenüber später immer mehr zur Geltung kommende **Glaskörper (Corpus vitreum)** (Fig. 143 *C*), sowie gewisse, für die Ernährung des embryonalen Auges hochwichtige Gefässe hervor (Vasa centralia N. optici, Arteria hyaloidea, Tunica vasculosa lentis).

Wie nun im Innern der secundären Augenblase zahlreiche Blutbahnen verlaufen, so gilt dasselbe auch für deren äussere Peripherie, allwo sich eine förmliche Gefässhaut, die sogen. **Chorioidea**, ausbildet (Fig. 144 *Ch*).

Diese wächst an ihrer vorderen Circumferenz zur sogen. **Regenbogenhaut** oder **Iris** aus (Fig. 144 *Ir*), legt sich mit dieser vorhangartig vor die Linse, erhält hier später einen kreisförmigen Ausschnitt **(Sehloch, Pupille)** und lässt die Lichtstrahlen einfallen. Dies geschieht in geringerem oder höherem Grad, je nachdem der in der Iris vorhandene Musculus dilatator oder constrictor (Sphincter) in Wirkung tritt. Es handelt sich somit um eine Art von Blendungsapparat.

Wie nun die Pupille keine constante Grösse besitzt, so unterliegt auch die Linse zahlreichen Formschwankungen, je nachdem sie mehr abgeplattet oder mehr abgerundet wird. Ersteres tritt ein beim Sehen in die Ferne, letzteres beim Sehen in die Nähe. Kurz es handelt sich um einen sehr feinen **Accommodationsapparat** und dieser steht unter der Herrschaft eines Muskels **(M. ciliaris** s. tensor Chorioideae), welcher in ringartiger An-

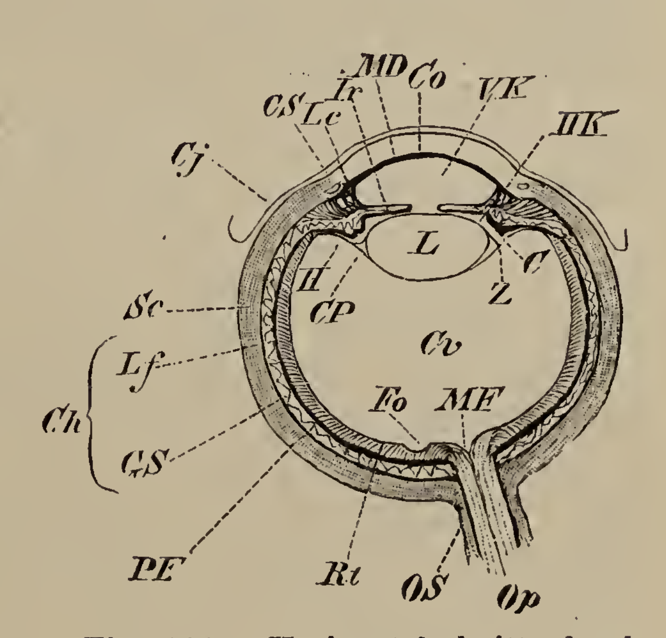


Fig. 144. Horizontalschnitt durch das rechte Auge des Menschen, von oben gesehen, schematische Darstellung. *Op* N. opticus, *OS* Opticusscheide, *MF* Mariotte'scher (blinder) Fleck, *Fo* Fovea centralis (Macula lutea), *Rt* Retina, *PE* Pigmentepithel der letzteren, *Ch* Chorioidea mit ihrer Lamina fusca (*Lf*) und Gefässschicht (*GS*), *Sc* Sclera, *Co* Cornea, *Cj* Conjunctiva, *MD* Membrana Descemetii, *CS* Canalis Schlemmii (die punktirte Linie sollte durch die Sclera hindurch bis zu der kleinen, ovalen Oeffnung weiter geführt sein), *Ir* Iris, *Lc* Ligamentum ciliare, *C* Ciliarfortsatz, *VK*, *HK* Vordere und hintere Augenkammer, *L* Linse, *H* M. hyaloidea, *Z* Zonula Zinnii, *CP* Canalis Petiti, *Cv* Corpus vitreum.

ordnung an der Uebergangsstelle der Sclera in die Cornea entspringt und sich an dem peripheren Rand der Iris inserirt (Fig. 144 *Lc*).

Nach aussen von der als Chorioidea bezeichneten Gefässhaut liegt ein auf der Fig. 144 unter dem Namen der Lamina fusca aufgeführter Lymphraum (Perichorioidealraum) und nach aussen von diesem endlich trifft man auf eine derbe, fibröse, oder wohl auch theilweise knorpelige oder gar verknöcherte Schicht, die man als **Sclera** oder Sclerotica bezeichnet (Fig. 144 *Sc*).

Während diese nach hinten in die Opticusscheide (*OS*) und von dort aus in die Dura mater übergeht, setzt sie sich nach vorne unter Aufhellung ihres Gewebes in die sogen. Hornhaut oder Cornea fort und erhält hier auf ihrer freien Fläche von Seiten der **Bindehaut (Conjunctiva)** des Auges einen epithelialen Ueberzug (Fig. 144 *Co, Cj*). Sclera und Cornea zusammen stellen ihrer derben Beschaffenheit wegen eine Art von Aussenskelet des Auges dar und garantiren so zusammen mit der gallertigen Masse des Glaskörpers die für die Integrität der nervösen Endapparate nothwendige Expansion des ganzen Augapfels. Zwischen Hornhaut und Cornea liegt ein weiter Lymphraum, die sogen. vordere Augenkammer (Fig. 144 *VK*).

Einen weiteren Schutzapparat für das Auge bildet nun die tiefe, vom Kopfskelet gebildete Orbitalbucht, sowie gewisse **Neben- oder Hilfsapparate,** die sich in drei Kategorieen bringen lassen:

1) in **Augenlider (Palpebrae),**
2) in **Drüsenorgane,**
3) in **Muskeln** (Bewegungsapparat des Bulbus oculi).

So finden wir also den Augapfel aufgebaut aus einem System concentrisch geschichteter Häute, die von Innen nach aussen als Retina (Nervenhaut), Chorioidea (mit Iris) (Gefässhaut) und Sclera (mit Cornea) (Skelethaut) bezeichnet werden. Erstere entspricht der nervösen Substanz, die zweite der Pia-, die dritte der Dura mater des Gehirns. Das Innere des Auges ist erfüllt von lichtbrechenden Medien, nemlich von der Linse und dem Glaskörper. Dazu kommen noch gewisse Nebenapparate.

Fische. Beim Amphioxus ist ein Sehorgan noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen und dasjenige der Cyclostomen steht noch auf sehr niederer Entwicklungsstufe. Dies spricht sich nicht nur im Bau der Retina, sondern auch (bei Myxinoiden wenigstens) in dem Mangel einer Linse, einer Iris, einer differenzirten Sclera und Cornea aus. Zugleich liegt das Auge — und das gilt auch für Ammocoetes tief unter der Haut und dem Unterhautbindegewebe. Bei Petromyzon verdünnt sich die betreffende Hautpartie, das vorher blind gewesene Thier wird sehend, der Bulbus gewinnt einen grösseren Umfang und zugleich eine etwas höhere Organisationsstufe.

Die Augen aller übrigen Fische sind, mit wenigen Aus-

nahmen, von beträchtlicher Grösse, und dies gilt namentlich von denjenigen der Selachier. Ihre Beweglichkeit ist nie bedeutend und da die Cornea sehr flach ist und der Linse fast direkt aufliegt, so besitzt der Bulbus stets eine hemisphärische oder ellipsoide Gestalt und die vordere Augenkammer wird in ihrer Ausdehnung sehr beschränkt. Im Uebrigen ist das Auge nach dem in der Einleitung entworfenen Grundplan gebaut, allein es sind dabei noch einige weitere Punkte zu berücksichtigen.

Die Linse ist, wie bei allen Wasserthieren, kugelig und besitzt somit ein sehr grosses Brechungsvermögen. Sie füllt das Innere des Bulbus zum grössten Theil aus, so dass für den Glaskörper nicht viel Raum übrig bleibt. Sie ist, im Gegensatz zu den höheren Vertebraten, im Ruhezustand für das Sehen in die Nähe eingerichtet.

Da nun an Stelle des Musculus ciliaris nur ein fibröses Ligamentum ciliare vorhanden ist, so wird die Accommodation des Fischauges durch einen andern Apparat bewerkstelligt. Dieser besteht in einer, von der Chorioidea ausgehenden, in den Glaskörper einragenden Falte, **(Processus falciformis)**, welche sich bis gegen den Aequator der Linse erstreckt, um sich hier mittelst einer knopfartigen Auftreibung **(Campanula Halleri)** zu inseriren.

Im Innern dieses Gebildes liegen Nerven, Gefässe und glatte Muskelfasern und letztere vermögen durch ihre Contraction einen Einfluss auf die Linse im Sinne eines Accommodationsapparates auszuüben.

Nach aussen von der Chorioidea, d. h. zwischen ihr und der Lamina fusca s. suprachorioidea, liegt eine silber- oder grün-golden schimmernde Membran, die sogen. **Argentea.** Sie erstreckt sich entweder auf das ganze Augen-Innere (Teleostier), oder beschränkt sie sich auf die Iris (Selachier).

Eine zweite, metallisch glänzende Haut, das **Tapetum cellulosum s. lucidum**, liegt bei Selachiern auswärts von derjenigen Schicht der Chorioidea, welche man als Chorio-capillaris bezeichnet. Bei Teleostiern und Petromyzonten scheint kein Tapetum zu existiren.

Die nur den Knochenfischen (Ganoiden?) zukommende sogen. **Chorioidealdrüse** besteht aus einem von Arterien und Venen gebildeten Wundernetz, welches polsterartig neben der Eintrittsstelle des Sehnerven zwischen Argentea und Pigmentepithel der Retina eingeschoben ist und welches somit in seiner Lage mit der Chorioidea übereinstimmt. Von einer „Drüse“ ist somit keine Rede.

Die Sclera ist häufig (Selachier, Sturionen) in grösster Ausdehnung verknorpelt und nicht selten kommt es gegen den Cornealrand zu auch noch zur Verknöcherung. (Gilt auch für Teleostier.)

Der Bulbus ist fast immer von einem fettigen, gallertigen, von bindegewebigen und elastischen Fasern durchzogenen Gewebe umgeben und steht an seiner hinteren Circumferenz bei Selachiern mit einem,

von der seitlichen Schädelwand entspringenden, schlanken Knorpelstab in eigenthümlicher Gelenkverbindung.

Amphibien. Hier sind die Augen verhältnissmässig kleiner und in ihrer Form rundlicher, als bei Fischen, im Uebrigen aber ergeben sich zwischen beiden manche Uebereinstimmungen. Dies gilt z. B. für die mehr oder weniger stark verknorpelte Sclera, für die geringe Wölbung der Hornhaut und die rundliche Linse. In andern wichtigen Punkten aber zeigt das Amphibienauge dem Fischauge gegenüber ein negatives Verhalten; so fehlt ihm eine Argentea, ein Tapetum, eine Chorioidealdrüse und ein Processus falciformis sammt der Campanula Halleri. Einen Ersatz für letztere leistet von jetzt an durch die ganze Thierreihe hindurch ein richtiger Musculus ciliaris.

Die Augen des Proteus und der Gymnophionen liegen stets mehr oder weniger tief unter der äusseren Haut, sind winzig klein und in der Rückbildung begriffen (Fig. 141 und 142 *Boc* und *A*). Krystalllinse und Glaskörper fehlen dem Proteus.

Reptilien und **Vögel.** Auch hier ist die Sclera zum grossen Theil knorpelig und besitzt in ihrem vorderen Abschnitt bei Sau-

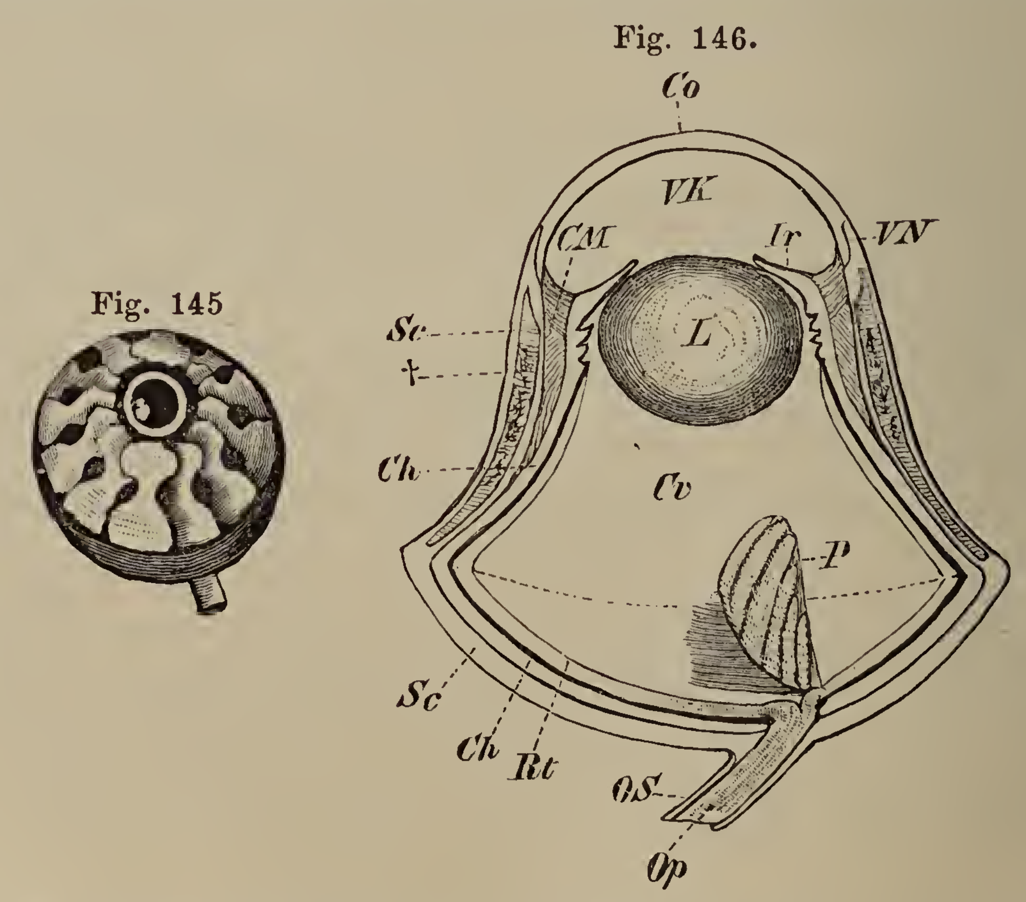


Fig. 145. Scleral-Knochenring von Lacerta muralis.

Fig. 146. Auge eines Nachtraubvogels. *Rt* Retina, *Ch* Chorioidea, *Sc* Sclera mit Knocheneinlage bei †, *CM* Ciliarmuskel, *Co* Cornea, *VN* Verbindungsnaht zwischen Sclera und Cornea, *Ir* Iris, *VK* Vordere Kammer, *L* Linse, *Cv* Corpus vitreum, *P* Pecten, *OP*, *OS* Opticus und Opticusscheide. Die zwischen der grössten Breite des Bulbus gezogene punktirte Linie zerfällt denselben in ein vorderes und hinteres Segment.

riern einen Ring von zierlichen Knochenplättchen. Dieser ist auch bei sehr vielen fossilen Reptilien und Amphibien nachgewiesen und hat sich auch auf die Vögel vererbt (Fig. 145 und 146 †); bei letzteren aber finden sich häufig auch noch hufeisen- oder ringförmige Knochenbildungen in der Umgebung des Opticuseintrittes.

Während der Bulbus der Reptilien im Allgemeinen rundlich ist (Fig. 145), erscheint er bei Vögeln — und dies gilt vor Allem für Nachtraubvögel — fernrohrartig in die Länge gestreckt und in zwei Portionen, eine vordere, grössere und eine hintere, kleinere scharf abgeknickt (Fig. 146). Erstere wird nach vorne zu durch die ausserordentlich stark gewölbte Cornea *(Co)* abgeschlossen und beherbergt eine sehr geräumige, vordere Augenkammer *(VK)*, sowie einen sehr complicirten, in mehrere Portionen zerfallenden, quergestreiften Musculus ciliaris (Crampton'scher Muskel). Auch bei Reptilien ist er quergestreift und, wenn auch nicht in dem excessiven Grade wie bei Vögeln, so doch immerhin gut entwickelt.

Während sich bei Reptilien (bei Lacertiliern und Scinken z. B.) noch ein Tapetum entwickeln kann, ist dies mit der Argentea und der Chorioidealdrüse nie mehr der Fall und auch den Vögeln fehlen alle diese Gebilde. Dagegen findet sich bei Reptilien und Vögeln eine dem Processus falciformis des Fischauges homologe Bildung nemlich der sogen. Fächer oder Kamm. Bei Hatteria und Cheloniern gar nicht vorhanden, erreicht er auch bei den übrigen Reptilien keine sehr kräftige Entwicklung, wohl aber ist dies bei Vögeln der Fall (Fig. 146 *P*). Hier kann er sich von der Eintrittsstelle des Opticus nach vorne bis zur Linsenkapsel erstrecken, oder endigt er, was viel häufiger zu beobachten ist, schon früher. Er ist bei Vögeln stets mehr oder weniger stark gefaltet, besteht seiner Hauptmasse nach aus dicht verfilzten Capillarschlingen und scheint bei Reptilien und Vögeln in wichtigen Beziehungen zu stehen zur Ernährung des Augenkerns und der Retina. Mit der Accommodation hat er Nichts zu schaffen.

Die von einer quergestreiften Muskulatur regierte und deshalb auf Lichteindrücke blitzartig schnell reagirende Iris zeigt oft eine sehr lebhafte Färbung und dies beruht nicht nur auf der Anwesenheit von Pigment, sondern auch von bunten Fetttropfen.

Die Pupille ist in der Regel rundlich, doch kann sie auch eine senkrechte Spalte darstellen, wie z. B. bei manchen Reptilien und bei Eulen. Auch eckige Pupillen kommen vor und zwar sowohl bei Fischen (z. B. Coregonus) als bei Amphibien (Bombinator). Auch bei Säugethieren ist die Pupille durchaus nicht immer rund, sondern hie und queroval (Hufthiere, Känguruch, Cetaceen u. a.) oder eine senkrechte Spalte (Katzen).

Säuger. Hier wird der Bulbus im Allgemeinen vollständiger von der knöchernen Orbitalkapsel umhüllt, als bei den meisten übrigen Vertebraten, und darin mag z. Th. der Grund dafür zu

suchen sein, dass sich im Bereich der Sclera keine knorpeligen und knöchernen Theile mehr entwickeln, sondern dass dieselbe nur fibröser Natur ist.

Die Cornea zeigt mit Ausnahme der wasserbewohnenden Säuger, bei welchen sie ziemlich flach ist, eine ziemlich gute Wölbung und der ganze Bulbus ist von mehr oder weniger rundlicher Gestalt.

Ein entweder aus Zellen oder aus Fasern bestehendes Tapetum (T. cellulosum et fibrosum) existirt in der Chorioidea zahlreicher Säugethiere und erzeugt (durch Interferenz-Erscheinungen) die im Dunkeln „leuchtenden Augen" (Carnivoren, Robben, Wiederkäuer, Einhufer etc.).

Gewisse, einem Processus falciformis resp. einem Pecten homologe Bildungen treten bei Säugethieren nur in der Fötalzeit auf, doch kann hier nicht näher darauf eingegangen werden.

Der Ciliarmuskel besteht nur aus glatten Elementen und bewirkt eine Accommodation des Auges für die Nähe (vergl. oben das Fischauge). Es ist also bei Säugethieren die Linse in ihrer Ruhelage für die Ferne eingestellt.

Die Linse ist an ihrer vorderen Fläche weniger stark gewölbt, als an ihrer hinteren, mit welcher sie in die sogen. Fossa patellaris des Glaskörpers eingelassen ist.

Retina.

Der rechtwinklig oder unter einem spitzen Winkel in den Bulbus einstrahlende Sehnerv erzeugt bei den meisten Wirbelthieren (ob bei Säugethieren, erscheint noch nicht sicher ausgemacht) an der Stelle seines Eintrittes ein Chiasma und löst sich dann in die lichtpercipirenden Elemente der Retina auf.

Letztere muss also in der Umgebung des in der Physiologie als blinder oder Mariotte'scher Fleck bekannten Nerveneintrittes die grösste Dicke besitzen und nach vorne gegen das Corpus ciliare zu allmälig an Stärke abnehmen, bis sie schliesslich gegen den Irisursprung hin nur noch aus einer einfachen Zellenlage besteht.

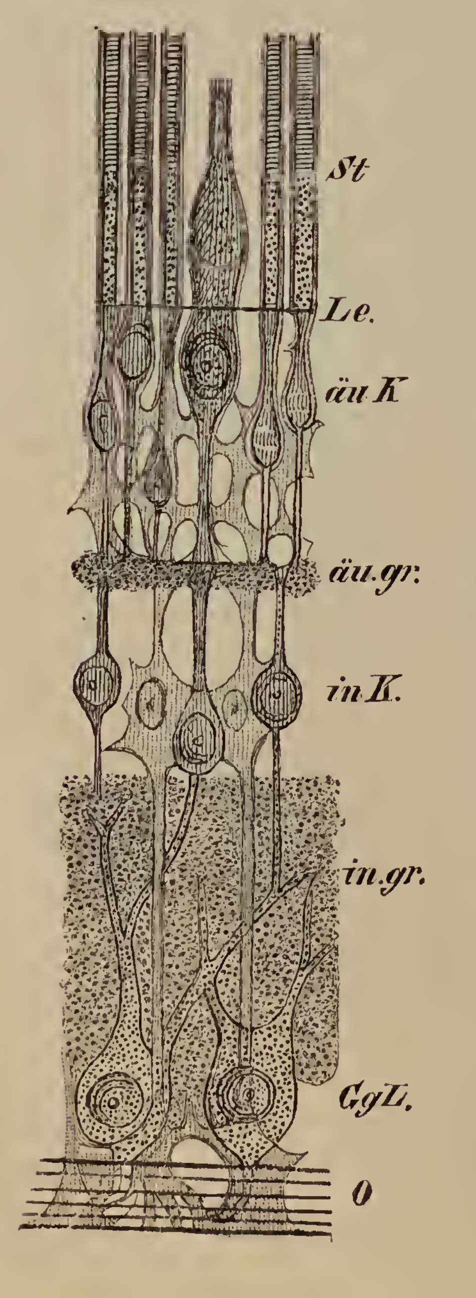


Fig. 147. Retina, nach Merkel. Die nervöse Substanz ist schwarz, die Stützsubstanz lichter, grau gehalten. *O* Nervenfaserschicht, *GgL.* Ganglienschicht, *in.gr.* Innere granulirte Schicht, *in K* Innere Körnerschicht, *äu.gr.* äussere granulirte Schicht, *äu K.* äussere Körnerschicht, *Le.* Limitans externa, *St* Stäbchen-Zapfenschicht.

Die an ihrer inneren und äusseren Peripherie von einer strukturlosen, hyalinen Haut (Limitans interna und externa) begrenzte, in frischem Zustande vollkommen durchsichtige Netzhaut besteht aus zwei, histologisch und physiologisch verschiedenen Substanzen, nemlich aus einer Stütz- und einer nervösen Substanz. Erstere, das sogen. Fulcrum, welche sich zwischen der Limitans interna und externa wie zwischen zwei Rahmen ausspannt, erscheint auf der Figur 147 als ein hell gehaltenes, filigranartiges Gewebe, die nervösen Theile dagegen besitzen einen dunkleren, gekörnten Ton. Letztere zerfallen in sieben, concentrische Schichten, nemlich:

1) In die Nervenfaser-
2) „ „ Ganglienzellen-
3) „ „ innere granulirte oder moleculäre-
4) „ „ innere Körner-
5) „ „ Zwischenkörner- oder äussere granulirte-
6) „ „ Aeussere Körner-
7) „ „ Stäbchen- und Zapfen-
mit dem Pigmentepithel

} Schicht.

Diese Schichten sind so angeordnet, dass die Nervenfaserschicht zunächst dem Glaskörper, d. h. zu innerst, die Stäbchen-Zapfenschicht aber zunächst der Chorioidea, also am meisten nach aussen liegt. Somit sind die letzten Endglieder der Neuro-Epithelien den einfallenden Lichtstrahlen geradezu abgekehrt, so dass also letztere, um zu den Stäbchen und Zapfen zu gelangen, zuvor alle übrigen, nach innen davon gelegenen Schichten durchsetzen müssen.

Fische besitzen die längsten, Amphibien die dicksten Stäbchen, so dass bei letzteren nur etwa 30,000, beim Menschen dagegen 250,000—1,000,000 auf den Quadratmillimeter entfallen. Während bei Fischen die Stäbchen den Zapfen gegenüber weitaus vorschlagen, ist bei den Reptilien und Vögeln gerade das umgekehrte Verhalten zu beobachten. Dazu kommt, dass sich die Zapfen mancher Reptilien und aller Vögel durch bunt gefärbte Oeltropfen auszeichnen und letztere finden sich auch noch bei Beutelthieren.

In der Netzhaut aller Wirbelthiere existirt eine in besonderer Weise organisirte Stelle des schärfsten Sehens. Es ist dies die in der Mitte des hinteren Augensegmentes liegende Fovea centralis oder Macula lutea. Sie beruht auf der Verdünnung sämmtlicher, unter der Stäbchen-Zapfenschicht liegender Retinaschichten, ja es schwinden sogar auch die Stäbchen und nur die Zapfen persistiren (Fig. 144 *Fo*). Was die physiologische Bedeutung des Pigment-Epithels anbelangt, so beruht sie darauf, einen Farbstoff, den sogen. Sehpurpur oder das Seh-Roth zu erzeugen. Indem letzterer durch das einfallende Licht verzehrt wird, stellt die Retina sozusagen eine photographische Platte, ja sogar eine ganze photographische Werkstatt dar, worin der durch das Pigmentepithel repräsentirte Arbeiter durch

Auftragen neuen, lichtempfindenden Materiales („Seh-Stoff") (Purpur) die Platte immer wieder vorbereitet und das alte Bild verwischt (Optographie, Optogramm). Somit würde es sich beim Sehakt um einen photochemischen Process handeln.

Hilfsorgane des Auges.

a) Augenmuskeln.

Der Bewegung des Bulbus oculi stehen im Allgemeinen sechs Muskeln vor, die ihrem Verlauf entsprechend, in vier gerade (M. rectus superior, inferior, externus, internus) und zwei schiefe (M. obliquus superior und inferior) zerfallen. Erstere, welche im Hintergrunde der Orbita und zwar in der Regel von der Duralscheide des N. opticus entspringen, beschreiben zusammen einen pyramidalen Hohlraum, dessen Spitze hinten im Augengrund, dessen basale Oeffnung dagegen in der Aequatorialebene des Augapfels, d. h. an ihrer Insertionsstelle an der Sclera gelegen ist.

Die beiden schiefen Augenmuskeln entspringen gewöhnlich nahe übereinander an der inneren, d. h. nasalen Seite der Orbita und indem sie von hier aus den Bulbus dorsal- und ventralwärts in äquatorialer Richtung umgreifen, stellen sie gewissermassen ein musculöses Ringband desselben dar.

Eine Abweichung von diesem Verhalten zeigen die Säuger, insofern bei ihnen der obere schiefe Augenmuskel tief im Augenhintergrunde entspringt, dann in der Längsaxe der Orbita nach vorne gegen den inneren (vorderen) Augenwinkel verläuft, wo er sehnig wird und durch eine faserknorpelige Rolle (Trochlea) tritt, welche an dem durch das Stirnbein gebildeten, oberen Augenhöhlenrand fest gewachsen ist. (Daher der Name Musculus trochlearis). Erst von dieser Stelle an wechselt der Muskel seine Richtung und lenkt in querem Lauf zum Bulbus ab.

Ausser diesen sechs Muskeln existiren häufig noch andere, die unter dem Namen des Retractor bulbi (am stärksten bei Hufthieren), des M. quadratus und pyramidalis bekannt sind. Die beiden letztgenannten stehen im Dienste der sogen. Nickhaut und finden sich bei Reptilien und Vögeln. Alle drei aber werden vom N. abducens versorgt. Bezüglich der Innervation der geraden und schiefen Augenmuskeln verweise ich auf das Capitel über die Hirnnerven.

b) Augenlider (Palpebrae).

Bei Fischen noch sehr rudimentär, d. h. nur in Form von starren Hautfalten vorhanden, erreichen auch die Augenlider aller übrigen, unter den Säugethieren stehenden Vertebraten, keine sehr

hohe Entwicklungsstufe. An ihrer dem Bulbus oculi zuschauenden Fläche von der Bindehaut, der Conjunctiva, überzogen, sind sie häufig von der übrigen Haut nicht scharf differenzirt und entweder gar keiner oder nur einer geringen Beweglichkeit fähig [1]).

Dies ändert sich bei den Säugethieren, die Lider, wie vor Allem das obere, erfreuen sich hier einer grossen Beweglichkeit und sind an ihrem freien Rande mit Haaren (Cilien) besetzt. Sie stehen unter der Herrschaft eines Schliessmuskels, der in ringförmiger Anordnung die ganze Lidspalte umzieht, sowie eines Hebemuskels (Levator) für das obere Augenlid. Dazu kommt noch bei Sauropsiden und manchen Säugern (z. B. bei Hufthieren) ein Niederzieher (Depressor) des unteren Augenlides.

Der Mangel oder die geringe Entwicklung des oberen und unteren Augenlides bei allen unter den Säugern stehenden Vertebraten wird durch das Auftreten der sogen. Nickhaut (Membrana nictitans) bis zu einem gewissen Grade wenigstens compensirt. Diese stellt gewissermassen ein drittes Augenlid dar, hat aber, im Gegensatz zu den oben betrachteten Augenlidern, mit der äusseren Haut Nichts zu schaffen, sondern stellt nur eine Duplicatur der Conjunctiva vor und steht, wie oben schon erwähnt, unter der Herrschaft eines besonderen Muskelapparates.

Spurweise schon bei manchen Selachiern vorhanden, liegt die häufig einen Knorpel einschliessende Nickhaut hinter dem unteren Augenlid oder auch mehr dem vorderen (inneren) Augenwinkel genähert (Reptilien). Ersteres gilt z. B. für Anuren und Vögel, wo sie eine so stattliche Ausbildung erfährt, dass sie die ganze freiliegende Bulbusfläche zu überspannen im Stande ist. Bei Säugethieren liegt sie stets im vorderen (inneren) Augenwinkel und erscheint bei Primaten auf eine kleine halbmondförmige Falte (Plica semilunaris) reducirt, d. h. figurirt hier in der Reihe der rudimentären Organe [2]).

c) Drüsen.

Die Drüsen zerfallen in drei Abtheilungen 1) in die **Thränendrüse** (Glandula lacrimalis), 2) in die **Harder'sche- oder Nickhautdrüse** (Glandula Harderiana) und 3) in die **Meibom'schen Drüsen.**

Alle drei dienen dazu, die freiliegende Bulbusfläche feucht zu halten und eindringende Fremdkörper fortzuschwemmen.

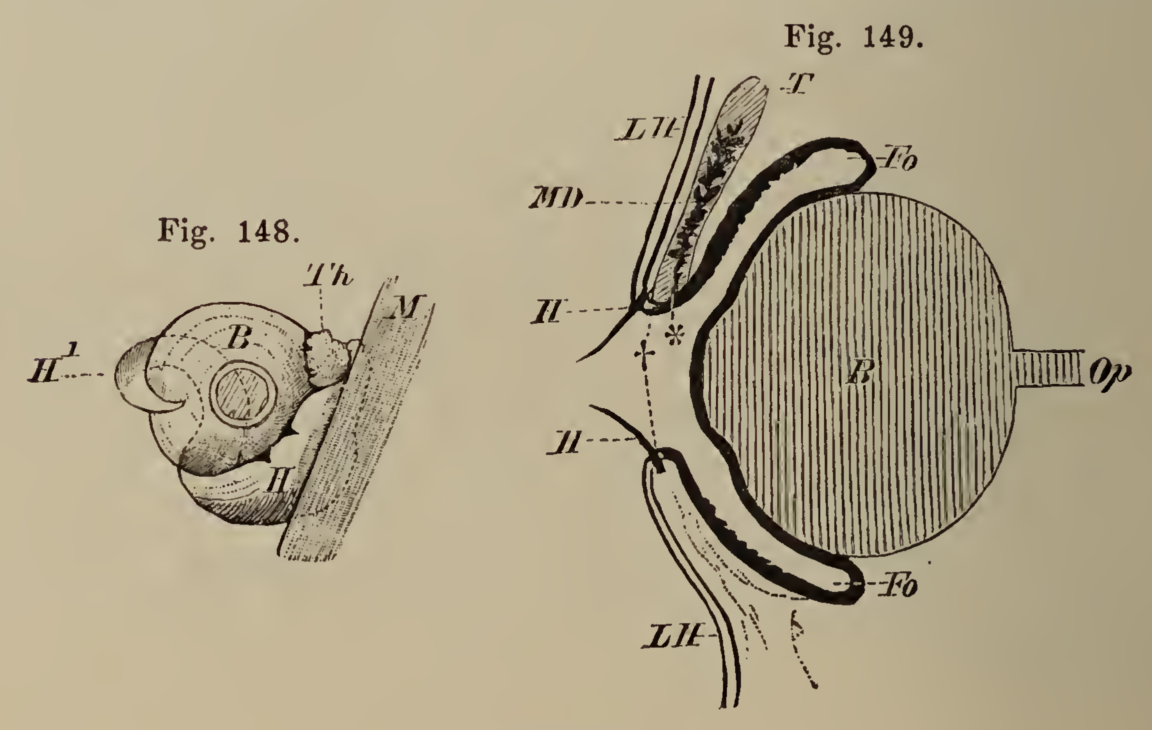
---

1) Bei vielen Reptilien und den Vögeln wird das obere Augenlid durch einen Hautknochen oder Faserknorpel gestützt und in dem Lidgewebe entwickeln sich weite Lymph- und cavernöse Räume. Bei Ascalaboten und Schlangen wachsen beide Augenlider zu einer vor dem Auge liegenden, durchsichtigen Haut zusammen, und diese, die sogen. „Brille", wird bei der Häutung mit abgestossen.

2) Während die Plica semilunaris bei der caucasischen Rasse nur 1½—2 Mill. breit ist, soll sie bei dem malaiischen Volksstamm der Orang-Sakai eine Breite von 5—5½ Mill. besitzen.

Bei Fischen scheint das äussere Medium dieser Aufgabe in ausreichendem Masse zu genügen, allein schon bei dem ersten Versuch der Wirbelthiere, das Leben im Wasser mit einem terrestrischen zu vertauschen, war auch der erste Anstoss für die Entwicklung von sekretorischen Apparaten im Bereiche des Auges gegeben.

So sehen wir schon bei Urodelen ein der ganzen Länge des unteren Augenlides folgendes, vom Conjunctivalepithel aus sich bildendes Drüsenorgan auftreten und indem letzteres in der Gegend des vorderen und hinteren Augenwinkels an Ausdehnung gewinnt und die ursprüngliche Verbindungsbrücke zwischen beiden allmälig schwindet, gehen bei Reptilien zwei Drüsen daraus hervor, wovon sich jede in ganz bestimmter histologisch-physiologischer Richtung weiter differenzirt. Aus der einen wird die stets am vorderen Augenwinkel liegende, den Bulbus median- und ventralwärts mehr oder weniger weit umgreifende Harder'sche-, aus der andern wird die Thränendrüse (Fig. 148 HH^1, *Th*). Letztere behält ihre



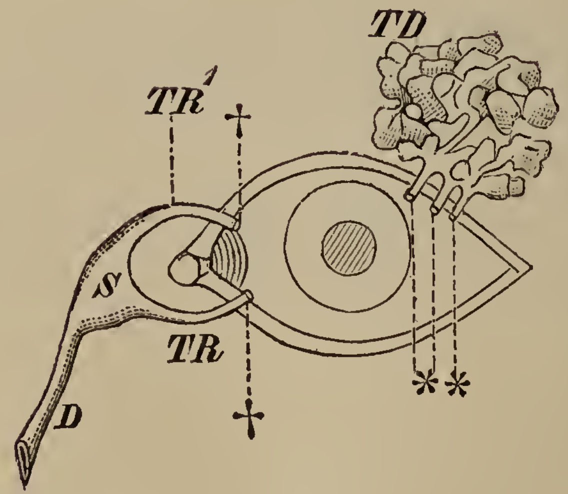


Fig. 148. Harder'sche Drüse (H, H^1) und Thränendrüse (*Th*) von Anguis fragilis. *M* Kaumuskeln, *B* Bulbus oculi.

Fig. 149. Senkrechter Durchschnitt durch das Säugethierauge, schematische Darstellung. *Op* N. opticus, *B* Bulbus oculi, *Fo*, *Fo* Fornix Conjunctivae,

LH, *LH* Aeussere Haut der Augenlider, welche sich am freien Lidrand bei † † in die Conjunctiva umschlägt, *T* Tarsus mit eingelagerter Meibom'schen Drüse (*MD*), welche bei * ausmündet. *HH* Wimperhaare.

Fig. 150. Schematische Darstellung des Thränen-Apparates eines Säugethiers. *TD* Thränendrüse, in mehrere Portionen zerfallen, ** Ausführungsgänge derselben, †† Puncta lacrimalia, *TR*, *TR*¹ Thränenröhrchen, *S* Thränensack, *D* Ductus naso-lacrimalis.

ursprüngliche Lage am hinteren Augenwinkel zeitlebens bei, ja bleibt sogar noch bis zu den Vögeln hinauf im Bereiche des unteren Augenlides und zugleich im Gebiet des II. Trigeminus liegen. Bei den Säugern macht sich bei ihr mehr und mehr das Bestreben geltend, in mehrere Portionen zu zerfallen und in den Bereich des oberen Augenlides einzurücken, so dass hier die Ausführungsgänge (Fig. 150 **) in den oberen Conjunctivalsack ausmünden. Gleichwohl finden sich auch hier noch bis zu den Primaten hinauf mehr oder weniger Ausmündungsstellen im unteren Conjunctivalsack und weisen so auf die ursprüngliche Lage der Thränendrüse zurück.

Eine wohl differenzirte Harder'sche Drüse findet sich von den ungeschwänzten Amphibien an durch die ganze Thierreihe hindurch bis zu den Säugethieren hinauf. Unter den letzteren fehlt sie nur den Cetaceen, Affen und dem Menschen.

Die zu der Gruppe der Talgdrüsen gehörenden Meibom'schen Drüsen sind auf die Säugethiere beschränkt und liegen hier als baumförmig verästelte Schläuche oder traubenförmige Massen in die Substanz des oberen Augenlides eingebettet. Sie münden am freien Lidrand aus und produciren ein fettiges Secret.

Litteratur. E. Berger, *Beiträge zur Anatomie des Sehorganes der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1882.* C. Heinemann, *Beiträge zur Anatomie der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.* L. Kessler, *Zur Entwicklung des Auges. Leipzig 1877.* R. Leuckart, *Organologie des Auges. In: A. Graefe und Th. Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. Band: Anatomie und Physiologie.* W. Manz, *Entw.-Gesch. des menschl. Auges. Ebendaselbst.* M. Schulze, *Die Retina. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.* G. Schwalbe, *Lehrb. d. Anatomie der Sinnesorgane, Erlangen 1883.* H. Müller's *gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. Herausgegeb. von O. Becker. Leipzig 1872.* E. Sardemann, *Die Thränendrüse. Preisschr. Freiburg i/B. 1884 Auszug im Zool. Anz. 1884.*

Gehörorgan.

Es ist nicht unmöglich, ja im Gegentheil sehr wahrscheinlich, dass das Gehörorgan ebenso wie das Geruchs- und Geschmacks-

organ in seiner Stammesentwicklung aus einem modificirten Hautsinnesorgan („Nervenhügel“, Seitenorgan) hervorgegangen ist. Die Urform ist hier wie dort ein vom Ektoderm aus sich bildendes und später sich abschnürendes Bläschen mit einer Auskleidung von länglichen, borstentragenden **Sinnesepithelien** (Hörzellen) und **Stützzellen.** Dazu kommt, dass beide Bildungen von einem dorsalen Ast eines spinalartigen Hirnnerven versorgt werden.

Wie die andern höheren Sinnesorgane, so liegt auch das Gehörorgan der Wirbelthiere im Bereiche des Kopfes und zwar stets zwischen der Trigeminus- und Vagusgruppe. Beim Fötus zeigt sich die erste Anlage rechts und links vom Nachhirn (Fig. 151 *LB*), und nachdem sich, wie oben schon angedeutet, das Bläschen jederseits vom Ektoderm abgeschnürt und sich mit dem vom Gehirn auswachsenden N. acusticus verbunden hat, rückt es bald tiefer und tiefer in das mesodermale Gewebe des Schädels herein, verliert dann seine ursprüngliche birnförmige oder rundliche Form und theilt sich in zwei Abschnitte, die man als **Utriculus** und **Sacculus** bezeichnet (Fig. 152 *Ut.*, *S*). Aus ersterem differenziren sich die sogen. **halbcirkelförmigen Canäle** oder **Bogengänge,** aus letzterem der schlauchförmige **Recessus vestibuli** (Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymphaticus) und die **Schnecke (Cochlea)** (Figur 152 *S.B.*, *F.B.*, *H.B.*, *De*, *C*).

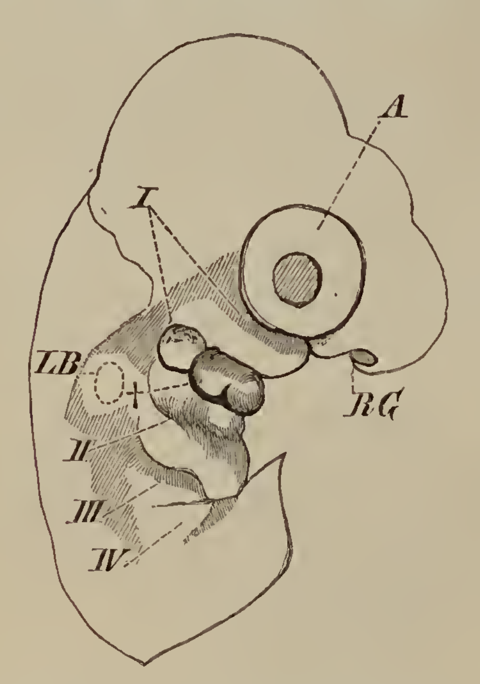


Fig. 151. Vorderer Körperabschnitt eines Hühnchen-Embryos. Theilweise nach Moldenhauer. *RG* Primitive Riechgrube, *A* Auge, *I—IV* erster bis vierter Kiemenbogen, † Stelle, wo sich der äussere Gehörgang zu bilden anfängt, *LB* Labyrinthbläschen (Primitives Gehörbläschen) durch die Körperdecken durchschimmernd.

Dieser ganze, sehr complicirte Apparat stellt das häutige Gehörorgan oder das **häutige Labyrinth** dar. Dieses wird erst secundär von mesodermalem Gewebe umwachsen und zwar handelt es sich anfangs zwischen beiden um eine unmittelbarere Berührung, später aber bildet sich zwischen ihnen eine, die innersten Mesodermschichten betreffende Resorptionszone aus.

Dadurch entsteht ein Hohlraum, welcher das häutige Labyrinth formell eben so genau repetirt, wie dies von Seiten des später verknorpelnden oder verknöchernden, peripher davon gelegenen Mesodermgewebes geschieht. In Folge dessen kann man ein **häutiges** und ein **knöchernes Labyrinth** und zwischen beiden einen von lymphartiger Flüssigkeit erfüllten Hohlraum **(Cavum perilymphaticum)** unterscheiden. Der ebenfalls ein Fluidum enthaltende Binnenraum des häutigen Labyrinthes wird **Cavum endolymphaticum** genannt.

Um nun noch einmal auf die Bogengänge zurückzukommen, so sind sie, abgesehen von den Cyclostomen, stets in der Dreizahl vorhanden und liegen immer in rechtwinklig zu einander stehenden Ebenen. Man unterscheidet einen vorderen (sagittalen), hinteren (frontalen) und äusseren (horizontalen) Bogengang. Der erstere, sowie der letztere (Fig. 152 *S.B.*, *H.B.*) entspringt mit blasenförmiger Erweiterung, in Form einer sogen. Ampulle (*S.A.*, *H.A.*) an demjenigen Theil des Utriculus, welchen man als Recessus utriculi (*Re.ut.*) bezeichnet. Auch der hintere Bogengang (Figur 152 *F.B.*) entsteht mit einer Ampulle (*F.A.*) vom Utriculus, und zwar von einer auf der Fig. 152 als „Verbindungsröhre" (*V.R.*) bezeichneten Aussackung desselben.

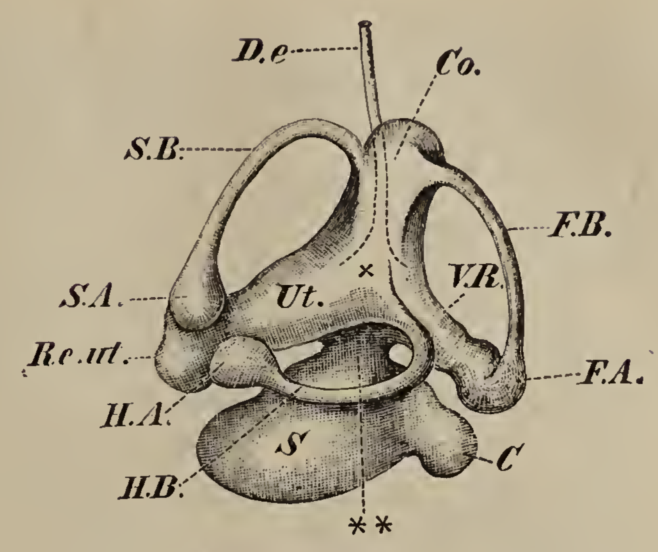


Fig. 152. Halbschematische Darstellung des Gehörorgans der Teleostier, mit Zugrundelegung der Hasse'schen Abbildung von Muraena anguilla. *Ut.* Utriculus, *Re.ut.* Recessus utriculi, *V.R.* Verbindungsröhre der hinteren Ampulle (*F.A.*), ** Weiter Verbindungsgang zwischen Pars superior und inferior des Gehörlabyrinthes, *S* Sacculus, *C* Cochlea, *S.B.*, *F.B.*, *H.B.* Sagittaler, frontaler und horizontaler Bogengang, *Co.* Bogencommissur mit ihrem Apex, *S.A.*, *H.A.*, *F.A.* Ampulle des sagittalen, horizontalen und frontalen Bogenganges, *D.e* Ductus endolymphaticus, welcher an der Vereinigungsstelle beider Röhren der Pars superior des Labyrinths einer- und der Einmündung des horizontalen Bogenganges andrerseits bei × entspringt.

Was nun die andern Enden der Bogengänge anbelangt, so mündet dasjenige des horizontalen mit trichterartiger Erweiterung (Fig. 152 ×) selbständig in den Utriculus ein, diejenigen des hinteren und vorderen Ganges dagegen fliessen in eine gemeinschaftliche, mit dem Utriculus in offener Communication stehende Röhre, in die sogen. Bogencommissur (Sinus superior) zusammen (Fig. 152 *Co*).

Was endlich die Vertheilung der Zweige des N. acusticus, beziehungsweise den Sitz der Sinnesepithelien [1]) betrifft, so kommen dabei folgende Punkte des häutigen Labyrinthes in Frage: 1) Die drei Ampullen der Bogengänge, wo die Hörzellen auf leistenartig in's Lumen vorspringenden Prominenzen (Cristae acusticae sitzen; 2) Der Utriculus, wo sich eine grosse „Macula acustica" findet, welche sich in den Recessus utriculi, sowie in den Sacculus,

1) Im Bereich der verschiedenen Nervenendplatten finden sich bei sämmtlichen Wirbelthieren und auch bei vielen Wirbellosen Concretionen von vorwiegend kohlensaurem Kalk. Diese sogen. Otolithen oder Gehörsteinchen zeigen die mannigfachsten Form- und Grössenverhältnisse. Die grössten und massivsten finden sich bei Teleostiern. Sie stellen entweder durch das ganze häutige Gehörorgan hindurch eine zusammenhängende Masse dar, oder sind sie gruppenweise angeordnet. In physiologischer Beziehung ist nichts Sicheres darüber bekannt.

beziehungsweise in die von letzterem ausgehende Schneckenanlage, d. h. in den Recessus cochleae, fortsetzt. Ursprünglich unter sich in Zusammenhang stehend lösen sich die verschiedenen Abtheilungen der Sinnesplatte, d. h. der Macula acustica, später von einander los und stellen schon von den Teleostiern an selbständige Maculae acusticae dar [1]).

Je höher wir nun in der Wirbelthierreihe emporsteigen, einen desto grösseren Antheil sehen wir das Mesoderm an der Bildung des Gehörorganes gewinnen. Anfangs, d. h. bei Fischen, noch dicht unter den äusseren Schädeldecken gelegen, und so für die theils durch die Kiemendeckel-Schilder fortgeleiteten, theils durch die Kiemenhöhle resp. das Spritzloch eindringenden Schallwellen sehr gut zugänglich, sehen wir es später immer weiter von der Oberfläche ab- und in die Tiefe rücken. Daraus entspringt mit Nothwendigkeit die Schaffung neuer Wege, welche die Zuleitung der Schallwellen ermöglichen. Kurz es kommt zu einem, von der Oberfläche nach der Tiefe führenden Canalsystem, nemlich zu dem sog. **äusseren Gehörgang**, zu einer unter dem Namen der **Paukenhöhle (Cavum tympani)** bekannten, von den **Ossicula auditiva** eingenommenen, erweiterten Partie, sowie endlich zu einer röhrenartigen Verbindung der letzteren mit dem Rachen **(Ohrtrompete, Tuba Eustachii).** Dieses ganze Canalsystem, das auf der Grenze zwischen äusserem Gehörgang und Paukenhöhle durch eine schwingungsfähige Membran, das **Trommelfell,** in zwei Abschnitte, einen äusseren und inneren, zerlegt wird, liegt an Stelle der in embryonaler Zeit vorhandenen ersten Kiemenspalte oder, was dasselbe besagen will, an Stelle des bei manchen Fischen vorhandenen Spritzloches. Von den Reptilien und Vögeln an finden sich auch schon die ersten Andeutungen einer **Ohrmuschel**, doch kommt letztere erst bei Säugern zur vollen Entfaltung.

Fische. Abgesehen von den bei Cyclostomen vorkommenden und z. Th. schwer zu deutenden Abweichungen, folgt das häutige Gehörorgan der Fische dem soeben entwickelten Grundplan und dies gilt auch für alle höheren Wirbelthiere. Allerorts treffen wir einen Zerfall in eine, in ihren Hauptzügen überall gleich bleibende Pars superior und eine mehr und mehr sich differenzirende und eine immer höhere Entwicklung und physiologische Bedeutung erreichende Pars inferior (Fig. 152). Erstere wird durch den Utriculus mit den Bogengängen, letztere durch den Sacculus mit der Schnecke dargestellt. Letztere ist bei Fischen nur ein ganz kleiner, knopfförmiger Anhang des Sacculus („La-

---

1) Zu diesen schon genannten Nervenausbreitungen kommt noch eine weitere selbständige hinzu; sie liegt am Boden des Utriculus, dicht neben dem später zur Sprache kommenden Ductus sacculo-utricularis und heisst Macula neglecta. Sämmtliche Nervenendstellen sind bei allen Wirbelthieren excl. die Säuger durch zwei Zellformen (Hör- und Stützzellen) von derselben Beschaffenheit characterisirt. Die Säugethierschnecke besitzt in ihren Sinnesepithelien eine besondere Zellform.

gena"), welcher mit der Hauptmasse des Sacculus durch den Canalis sacculo-cochlearis in offener Verbindung steht (Fig. 152 *C*). Auch Utriculus und Sacculus stehen durch den Canalis sacculo-utricularis noch in Communication.

Amphibien. Hier bleibt Alles dasselbe, nur erreicht die Schnecke — und dies gilt namentlich für die Anuren — eine höhere Entwicklung, insofern sie schon eine Andeutung einer Pars basilaris mit einer weiteren Nervenendstelle, der Papilla acustica basilaris aufweist und sich von dem Lumen des Sacculus bis auf einen winzig kleinen Verbindungscanal abschnürt.

Was als ein weiterer Fortschritt den Fischen gegenüber aufzufassen ist, das ist das Auftreten einer aus der Wand der knöchernen Gehörkapsel der Urodelen sich herausschnürenden Knorpelplatte, die dem Steigbügel der höheren Vertebraten entspricht und die das Foramen ovale (Fenestra ovalis) verschliesst (Fig. 54, 56, *Stp, Fov*). Einer Paukenhöhle mit einem noch ganz im Niveau der äusseren Haut liegenden Trommelfell (Membrana tympani) und einer in den Rachen mündenden Tuba Eustachii begegnet man erst in der Reihe der Anuren und hier ist auch schon eine mehrgliedrige Kette von Ossicula auditiva vorhanden.

Reptilien und **Vögel.** Auch hier, wo wir bei den Cheloniern in manchen Beziehungen Anschlüsse an das Gehörorgan der Urodelen treffen, beziehen sich die Hauptveränderungen auf die Schnecke und wir können hiebei eine regelmässige Fortentwicklung von den Cheloniern und Ophidiern bis zu den Sauriern und Crocodiliern constatiren. Bei den ersteren, wie oben schon an-

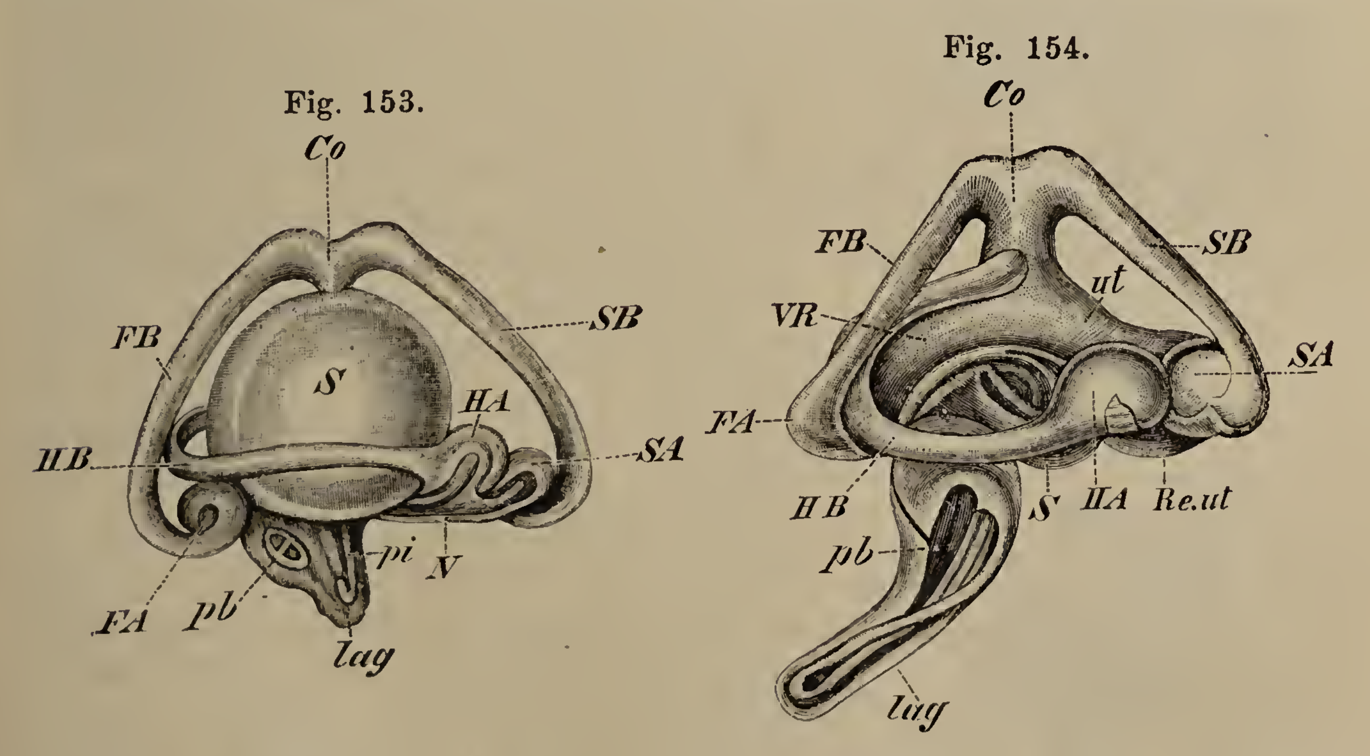


Fig. 153. Häutiges Gehörorgan von Lacerta, Fig. 154 dasselbe vom Crocodil. Beide von aussen gesehen. Nach C. Hasse. *S* Sacculus. *ut* Utriculus, *Re.ut* Recessus utriculi, *VR* Verbindungsröhre der hinteren Ampulle, *SB*, *FB*, *HB* Sagittaler, Frontaler, Horizontaler Bogengang, *SA*, *FA*, *HA* Ampulle des sagittalen, frontalen und horizontalen Bogenganges, *Co* Commissur der verticalen Bogengänge, *pb* Pars basilaris cochleae, *pi* Macula acustica neglecta, *lag* Lagena, *N* Nerv.

gedeutet, noch auf sehr niederer Entwicklungsstufe stehend, wächst die Schnecke immer weiter canalartig aus (Ductus cochlearis) und erfährt schliesslich bei Crocodiliern und Vögeln eine Krümmung sowie eine schwache Spiraldrehung (Fig. 153, 154). Hand in Hand damit geht eine immer schärfere Differenzirung der Membrana basilaris und der Papilla acustica basilaris. Beide strecken sich mehr und mehr in die Länge und zugleich ist eine Scala tympani und vestibuli schon deutlich angelegt. (Vergl. darüber pag. 167.)

Bei den Sauriern trifft man die allerverschiedensten Typen des Gehörorganes; manche sind, was die Membrana basilaris betrifft, kaum höher entwickelt, als die Ophidier (Phrynosoma, Pseudopus, Anguis). Bei Iguana ist schon ein Fortschritt gegen Lacerta und die übrigen höheren Saurier hin zu bemerken; die Membrana basilaris ist mehr in die Länge gezogen und die Lagena mit ihrer Papille tritt mehr in den Hintergrund. Bei Acantias und Platydactylus sind diese Verhältnisse noch weiter gediehen und Plestiodon sowie Egernia endlich vermitteln durch ihre noch höhere Entwicklungsstufe eine Verbindung mit den Crocodiliern. So existirt also eine fortlaufende, ununterbrochene Entwicklungsreihe.

Hatteria zeigt im Bau ihres Gehörorgans vieles Auffallende und Merkwürdige; sie nimmt deshalb eine Sonderstellung ein und Aehnliches gilt auch für Chamaeleo.

Indem also die Schnecke dem Sacculus gegenüber eine immer grössere Selbständigkeit gewinnt, unterliegt der Sacculus selbst bei den verschiedenen Typen den allergrössten Form- und Grösseschwankungen (Fig. 153, 154 *S*). So ist er z. B. bei Vögeln in der Regel sehr klein, dagegen sehr voluminös bei Sauriern (Lacerta).

Die Communicationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus besteht fort, doch erfährt sie eine immer grössere Beschränkung und dasselbe gilt auch für die Oeffnung zwischen Sacculus und Cochlea. Letztere kann zu einem Canal ausgezogen sein (Canalis reuniens) und dies gilt insbesondere für die Vögel (Fig. 155), welche durch die Crocodilier mit den Sauriern verbunden werden. Immerhin aber stellen sie im Bau ihres Gehörorgans einen einheitlichen Typus dar, der namentlich durch die besondere Anordnung des hoch geschwungenen vorderen

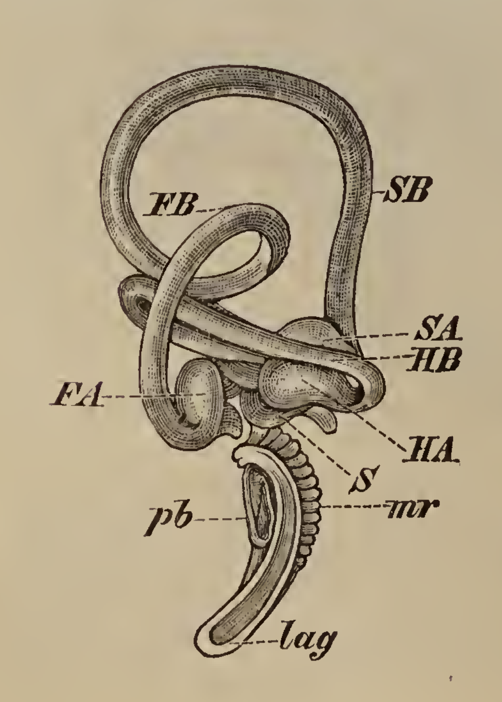


Fig. 155. Häutiges Gehör-Organ der Taube, nach C. Hasse. *S* Sacculus, *pb* Pars basilaris, *mr* Membrana Reissneri, *lag* Lagena, *SB*, *FB*, *HB*, Sagittaler-, Frontaler- und Horizontaler Bogengang, *SA*, *FA*, *HA* Ampulle des sagittalen, frontalen und horizontalen Bogenganges.

und hinteren Bogenganges und die umgekehrte Einmündung derselben in den Sinus superior (Bogen-Commissur) characterisirt ist.

Bei niederen Typen (Schwimmvögel) ist dies noch weniger ausgesprochen, als bei höheren und es wäre sehr interessant, dieses Verhältniss bei den Struthionen festzustellen, insofern hier wichtige Anschlüsse an die Reptilien erwartet werden dürfen.

Trotz dieser hohen Entwicklungsstufe des Gehörorgans bei Crocodiliern und Vögeln kann man doch noch nicht von einem Corti'schen Organ in der Schnecke reden.

Säuger. Den Anschluss an die Reptilien, oder besser vielleicht, an die Postreptilien vermitteln die Monotremen, deren Gehörorgan in Manchem demjenigen der Crocodilier ähnelt. Gleichwohl ist über die Phylogenie des Säuger-Gehörorganes bis jetzt nichts Sicheres bekannt und weitere, ausgedehnte Studien sind nöthig. Die Schnecke erfährt hier ihre höchste Entwicklung, indem sie zu einem langen Rohr auswächst, das sich beim Menschen in beinahe 3, bei Säugethieren aber von $1\frac{1}{2}$ (Cetaceen) bis zu 4 und mehr Spiraltouren [1]) aufthürmt. In dieser Spiralwindung der Schnecke sowie in ihrem feineren histologischen Bau liegt das characteristischste Merkmal des Gehörorgans der Säugethiere.

Der Hörnerv bildet die Axe der Spirale (Fig. 156). Entsprechend den starken Krümmungen der Schnecke erscheint auch die Papilla acustica oder, wie sie bei Säugern heisst, das **Corti'sche Organ** weit in die Länge gezogen und die von ihm eingenommene Partie der häutigen Schneckenwand wird Basilarmembran, die gegenüberliegende Wand jedoch Membrana Reissneri genannt (Fig. 159 und 160 *B*, *R*). Ich werde gleich noch einmal darauf zurückkommen.

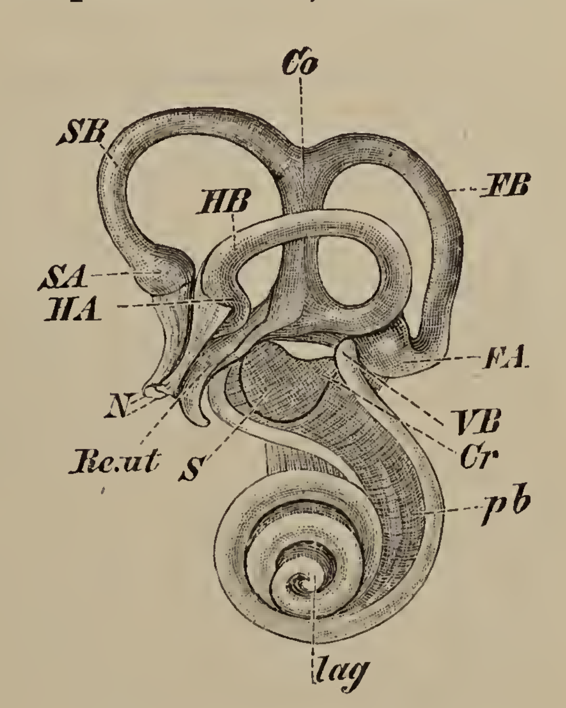


Fig. 156. Häutiges Gehörorgan vom Rind, nach C. Hasse. *S* Sacculus, *Re.ut* Recessus utriculi, *VB* Vorhofsblindsack der Schnecke, *Cr* Canalis reuniens, *pb* Pars basilaris, *lag* Lagena, *SB*, *FB*, *HB* Sagittaler-, Frontaler-, Horizontaler Bogengang, *SA*, *FA*, *HA* die zu diesen Bogengängen gehörigen Ampullen, *Co* Bogengang-Commissur, *N* Nerv.

Die Communicationsöffnung zwischen der Pars superior und inferior des häutigen Gehörorgans, also zwischen Sacculus und Utriculus, ist bei Säugern vollends ganz geschwunden und beide Theile stehen nur noch indirekt, nemlich durch den an seiner Einpflanzungsstelle in das häutige

1) Das Kaninchen hat $2\frac{1}{2}$, der Ochse $3\frac{1}{2}$, das Schwein fast 4 und die Katze 3 Schneckenwindungen. Uebrigens schwankt die Schnecke nach Gestalt und Richtung bei einzelnen Typen sehr bedeutend und dies gilt auch für den Sacculus, sowie für alle Theile der Pars superior des häutigen Gehörorganes.

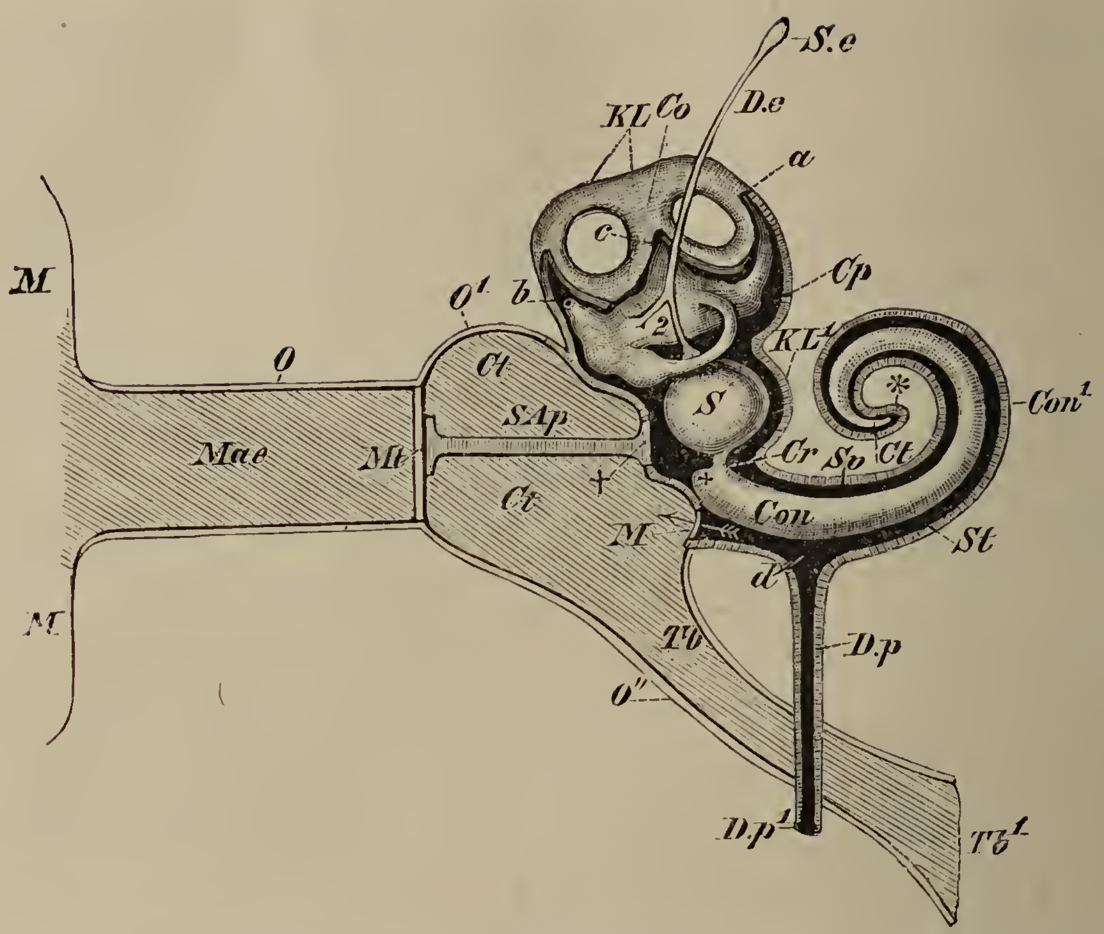


Fig. 157. Schematische Darstellung des gesammten Gehör-Organ vom Menschen. Aeusseres Ohr: *M*, *M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *O* Wand desselben, *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani, O^1 Wand desselben, *SAp* Schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *Tb* Tuba Eustachii, Tb^1 Ihre Einmündung in den Rachen, *O''* ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KL*, *KL'*), *S* Sacculus, *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c*, *Co* Commissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofsblindsack erzeugt, Con^1 knöcherne Schnecke, *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) in einander übergehen, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei $D.p^1$ ausmündet. — Der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

Labyrinth in zwei Aeste gespaltenen Ductus endolymphaticus in Verbindung. Der eine Ast senkt sich nemlich in den Utriculus, der andere in den Sacculus ein (Fig. 157, bei 2).

Was den schallleitenden Apparat betrifft, so erscheint die Membrana tympani tief in den äusseren Gehörgang zurückgezogen und im Cavum tympani zu liegen, im Gegensatz zu den Sauropsiden, wo es sich nur um eine einzige Knochensäule (Columella) handelt, drei resp. vier zu einer Kette gelenkig vereinigte, zwischen dem Trommelfell und der Fenestra ovalis ausgespannte Gehörknöchelchen, nemlich der Hammer, der Amboss, das Linsenbein und der Steigbügel. Ersterer entspricht dem Articulare, der zweite dem Quadratum der niederen Wirbelthiere und beide gehen bei Säuge-

thieren aus einer doppelten Abschnürung des proximalen Endes des Meckel'schen Knorpels hervor und gelangen durch die sogen. Fissura Glaseri hindurch in die Paukenhöhle. Der Steigbügel schnürt sich aus der Substanz des Felsenbeines heraus, ist also nicht visceralen Ursprungs (vergl. pag. 163).

Zum Verständniss des Gehörorgans und speciell der häutigen Schnecke der Säugethiere und des Menschen ist es nöthig, auch einen Blick auf die knöcherne Schnecke zu werfen. Letztere erzeugt eine starke, von ihrer Basis nach der Spitze zu sich verjüngende Axe (Fig. 158 *A*) und um diese windet sich in Spiral-

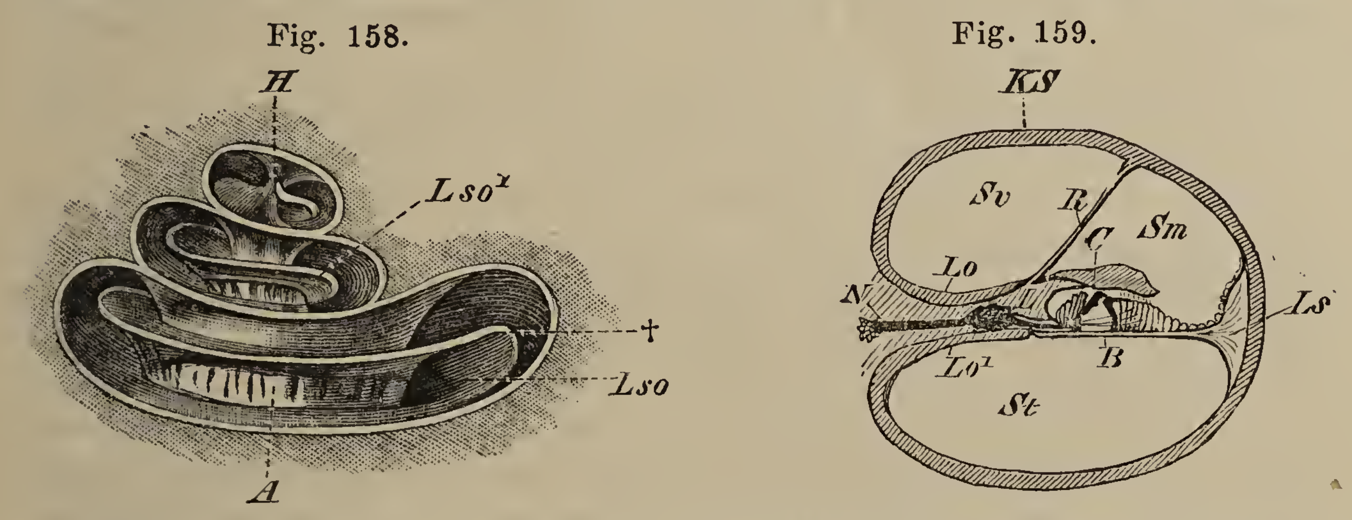


Fig. 158. Knöcherne Schnecke des Menschen nach A. Ecker. *A* Axe, *Lso*, *Lso*¹ Lamina spiralis ossea, deren freier, von den Acusticusfasern durchbohrter Rand bei † sichtbar ist, *H* Hamulus.

Fig. 159. Querschnitt durch den Schneckencanal eines Säugethieres, Schema. *KS* Knöcherne Schnecke, *Lo*, *Lo*¹ die beiden Blätter der Lamina spiralis ossea, zwischen welchen bei *N* der N. acusticus (sammt Ganglion links von *L*) verläuft, *L* Limbus laminae spiralis, *B* Membrana basilaris, auf welcher die Neuro-Epithelien liegen, *R* Membrana Reissneri, *Sv* Scala vestibuli, *St* Scala tympani, *Sm* Scala media (häutige Schnecke), *C* Membrana Corti, *Ls* Ligamentum spirale.

touren eine Knochenlamelle (Lamina spiralis ossea), welche in die Höhlung der Schneckenwindungen vorspringt, ohne jedoch die gegenüberliegende Wand direkt zu erreichen (Fig. 158 und 159 *Lso, Lso*¹, *Lo, Lo*). Sie wird vielmehr durch zwei lateralwärts divergirende Lamellen (Fig. 159 *B* und *R*) fortgesetzt und diese sind nichts Anderes, als die oben schon erwähnte Membrana basilaris und -Reissneri, d. h. die zwei, mit einander einen Winkel erzeugenden Wände des häutigen Schneckenrohres. Die dritte Wand des letzteren wird durch einen Abschnitt der lateralen Circumferenz des knöchernen Schneckenrohres ergänzt. (Vergl. auf Fig. 159 die Strecke zwischen *Ls* und dem peripheren Ende von *R*.) Die so im Querschnitt annähernd dreieckig erscheinende häutige Schnecke heisst auch Ductus cochlearis oder Scala media. Es erhellt daraus, dass letztere das Lumen der knöchernen Schnecke lange nicht ausfüllt, sondern dass noch zwei Räume übrig bleiben. Sie sind uns schon beim Gehörorgan der Vögel begegnet und werden als **Scala vestibuli** und **Scala tympani** bezeichnet (Fig. 159 *Sv, St.*)

Beide gehören zum perilymphatischen System und stehen, der Scala media im Laufe folgend, über dem blinden Ende derselben, d. h. an der sogenannten Cupula terminalis, mit einander in offener Verbindung (Fig. 157 *). Gegen die Paukenhöhle (*Ct*, *Ct*) zu wird die Scala vestibuli durch das in die Fenestra ovalis eingelassene Glied der Gehörknöchelchen-Kette, nemlich durch den Steigbügel (Stapes), (Fig. 157 *SAp*, †), die Scala tympani dagegen durch die die Fenestra rotunda ausfüllende Membrana tympani secundaria abgeschlossen (Fig. 157 *M*).

Nun liegt aber am Boden der knöchernen Schnecke, nicht weit entfernt von dem runden Fenster, eine Oeffnung (Fig. 157 *d*) und diese führt in einen engen Canal, der als Aquaeductus cochleae bezeichnet wird, und der das perilymphatische System mit den peripheren Lymphbahnen des Kopfes in Verbindung setzt[1]).

Eine ganz ähnliche Bedeutung hat der schon öfters erwähnte Ductus endolymphaticus s. Aquaeductus vestibuli für die im Innern des häutigen Gehörorganes eingeschlossene Endolymphe (Fig. 152 und 157 *De*). Es ist dies eine uralte, schon von den niedersten Fischen (Myxinoiden) her vererbte Einrichtung, die in der Thierreihe zahlreiche Wandlungen und Modificationen erfährt. In seiner ursprünglichen Form stellt der endolymphatische Gang eine auf der medialen, dem Cavum cranii zuschauenden Wand des Sacculus entspringende und mit dem Sack-Lumen communicirende Röhre dar. Mit ihrem oberen Ende durchbohrt diese die mediale Wand der knorpeligen oder knöchernen Gehörkapsel, tritt dadurch in das Cavum cranii ein und endigt mit blasenförmiger Auftreibung (Saccus endolymphaticus) in der Dura mater. Es wird sich also hier um endosmotische Beziehungen zwischen dem endolymphatischen und dem epicerebralen Lymphraum handeln.

Bei Selachiern öffnet sich der Ductus endolymphaticus in der Hinterhauptsgegend frei am Schädeldach und steht mit dem äusseren Medium, d. h. dem Meerwasser, in offener Communication. Bei zahlreichen Reptilien kommt das letzte Ende dicht unter die Schädeldecken (Parieto-occipital-Naht) zu liegen, ja bei Ascalaboten verlässt der Gang sogar die Schädelkapsel, drängt sich zwischen die Nackenmuskeln hinein und schwillt im Bereich des Schultergürtels zu einem grossen, gelappten Sacke an, von dem sich wurstförmige Ausläufer bis zur Ventralfläche der Wirbelsäule und zum submucösen Gewebe des Pharynx hinunterziehen. Auch bis in die Orbita hinein kann sich das Canalsystem labyrinthisch verzweigen und stets ist es von einem zähflüssigen, aus minimalen Kalkkrystallen bestehenden, weissen Otolithenbrei erfüllt,

---

1) Ein Ductus perilymphaticus lässt sich schon von den Reptilien an mit Sicherheit nachweisen. Er beginnt hier im Cavum perilymphaticum an der Aussenseite des Sacculus, zieht dann in einer tiefen Furche an der medialen Cochleawand vorüber, spannt sich über die Membrana basilaris (Scala tympani) hinweg, tritt durch das Foramen rotundum hindurch und geräth mit dem epicerebralen Lymphraum in Verbindung.

wie dies für den Ductus endolymphaticus aller Vertebraten (in embryonaler Zeit wenigstens) gilt.

Bei Amphibien und auch bei gewissen Teleostiern können beide Gänge unter starker, sackartiger Erweiterung, entweder nur an der dorsalen oder auch an der ventralen Circumferenz des Gehirns enge zusammentreten, so dass letzteres in einen förmlichen Kalkgürtel zu liegen kommt. Letzteres gilt z. B. für Anuren.

Bei Vögeln und Säugern handelt es sich nie um eine Ueberschreitung des Schädelraumes und in formeller Beziehung stimmt hier der ganze Apparat mit der von mir gleich zu Anfang beschriebenen, schlauchartigen Grundform überein.

Histologie der Säugethierschnecke.

Die in der knöchernen Schneckenaxe verlaufenden Fasern des Hörnerven biegen im Laufe nach aufwärts seitlich ab und kommen in die zweiblätterige Lamina spiralis ossea zu liegen (Fig. 158 *Lso*, *Lso*^{1}, Fig. 159, 160 *N* zwischen *Lo* und *Lo*^{1}). An dem freien Rand der letzteren treten sie hervor und strahlen auf der Innenfläche der Basilarmembran in ihre Endfibrillen (Fig. 160 *N*, *N*^{1}, *N*^{2}) aus. Diese treten an die Sinnes- oder Hörzellen (*G G*) heran und letztere sind zwischen den resistenten Stütz- und Isola-

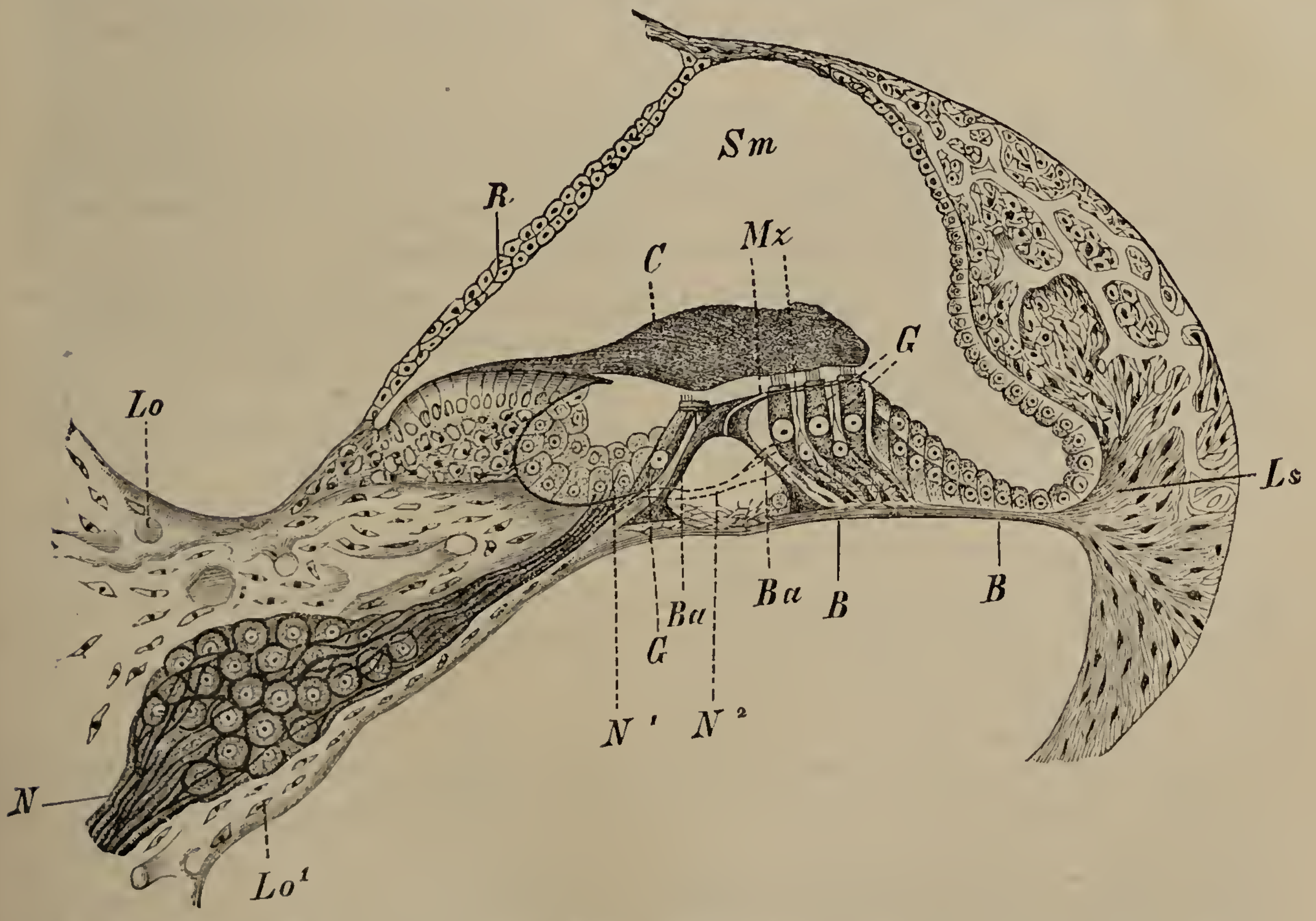


Fig. 160. Das Corti'sche Organ nach Lavdowsky. *Lo*, *Lo*^{1} Die beiden Platten der Lamina spiralis ossea, *N* Gehörnerv mit Ganglion, *N*^{1}, *N*^{2} der in seine Endfibrillen sich auflösende und zu den Gehörzellen (*G G*) tretende Nerv, *Ba*, *Ba* Bacilli oder Stützzellen, *Mz* Membrana reticularis, *C* Corti'sche Membran, *Ls* Ligamentum spirale, in das die Basilarmembran ausstrahlt, *Sm* Scala media, *R* Reissner'sche-, *B B* Basilarmembran.

tionszellen oder Bacilli (*Ba, Ba*) wie in einem Rahmen ausgespannt. Von der Oberfläche der Bacilli aus zieht sich eine starre, netzartig durchbrochene Haut (Membrana reticularis) lateralwärts und in deren Maschen sind die Endborsten der Hörzellen eingelassen (Fig. 160 *Mz*). (Die Zahl der äusseren Hörzellen kann auf etwa 12000 veranschlagt werden). Sie werden von einer, vielleicht als Dämpfer wirkenden, dicken, spröden Membran, der sog. Membrana tectoria s. Corti (Fig. 160 *C*) bedeckt, welche vom Labium vestibulare der Lamina spiralis ossea entspringt. Die Basilarmembran besteht in ihrer ganzen Ausdehnung aus hellen, fadenförmigen, sehr elastischen Fasern, deren man beim Menschen circa 16—20,000 unterscheidet. Sie sind äusserst vibrationsfähig und können, da ihre Länge nach verschiedenen Regionen der Schnecke in ganz bestimmter Weise wechselt, als eine Art von Claviatur oder Harfe, d. h. als ein abgestimmter, der Klanganalyse fähiger Saitenapparat, aufgefasst werden, dessen Schwingungen auf die anlagernden Hörzellen übertragen und von dort mittelst der Nervenbahnen zum Gehirn fortgeleitet werden.

Beziehungen des Gehörorgans zur Schwimmblase der Fische.

Sie finden sich bei Cyprinoiden sowie bei Clupeiden und ich will die bei den ersteren sich ergebenden Verhältnisse kurz besprechen.

Es handelt sich um Herstellung einer Knochenkette zwischen dem Vorderende der Schwimmblase und dem Gehörorgan, wodurch dem betr. Fische die verschiedenen Füllungszustände seiner Schwimmblase zum Bewusstsein gebracht werden.

Jene Kette geht aus der Umwandlung gewisser Theile (obere Bogen, Dorn- und Querfortsätze) der vier vordersten Wirbel hervor und man kann vier Gliedstücke unterscheiden, welche, von vorne nach hinten gezählt, mit den unpassenden Namen Stapes, Claustrum, Incus und Malleolus bezeichnet werden.

Bezüglich der feineren Details, wie namentlich hinsichtlich der Beziehungen des ganzen Apparates zum Saccus endolymphaticus verweise ich auf mein Lehrbuch der vergl. Anatomie.

Litteratur. C. Hasse, *Die zahlreichen, über sämmtliche Hauptgruppen der Wirbelthiere sich erstreckenden Arbeiten dieses Autors finden sich theils in der Zeitschr. f. wiss. Zoologie (Bd. XVII und XVIII), theils in den „Anatomischen Studien", Leipzig 1870—73.* V. Hensen, *Physiologie des Gehörs. In: Handbuch der Physiologie von* L. Hermann. *Abthl. Sinnesorgane 2. Leipzig 1880.* Kuhn, *Vergl. die über das Gehörorgan der Fische, Amphibien und Reptilien sich erstreckenden Arbeiten dieses Autors in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV, XVII, XX.* W. Moldenhauer, *Die Entwicklung des mittleren und äusseren Ohres.*

Morph. Jahrb. Bd. III. 1878. G. Retzius, *Das Gehörorgan der Wirbelthiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm 1881. II. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugethiere. Stockholm 1884.* R. Wiedersheim, *Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus etc. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.*

F. Organe der Ernährung.

Darmkanal und seine Anhänge.

Der Darmkanal (Tractus intestinalis) stellt eine mit der Mundöffnung beginnende, den Leibesraum (Coelom) durchziehende und mit dem After endigende Röhre dar. Die Wandungen bestehen im Wesentlichen aus drei Schichten, einer inneren, d. h. aus der Schleimhaut (Mucosa), einer mittleren oder submucösen und einer äusseren oder musculösen. Erstere, das sogen. Darmdrüsenblatt des Embryos, besteht aus einem, dem Entoderm entstammenden Cylinderepithel, das zahlreiche Drüsengebilde aus sich hervorgehen lässt (Fig. 161 *DE*), und welches dem entsprechend sowohl secernirende als resorbirende Eigenschaften besitzt; die zweite, aus adenoidem Gewebe bestehend, dient im Wesentlichen als Trägerin der Blutgefässe und lymphoiden Apparate; die äussere endlich, das „Darmfaserblatt", zerfällt in der Regel in zwei, aus glatten Elementen bestehende Muskellagen, von denen die innere sich aus Ring-, die äussere aus Längsfasern zusammensetzt (Fig. 161 *DW*). Sie sorgen für die Bewegungen, für die Contractionen der Darmwand, und erfüllen dabei die doppelte Aufgabe, den Nahrungsbrei mit der gesammten epithelialen Innenfläche, d. h. mit der Mucosa in möglichst innige und allseitige Berührung zu bringen und ferner die nicht resorbirbaren Stoffe aus dem Körper hinauszuschaffen.

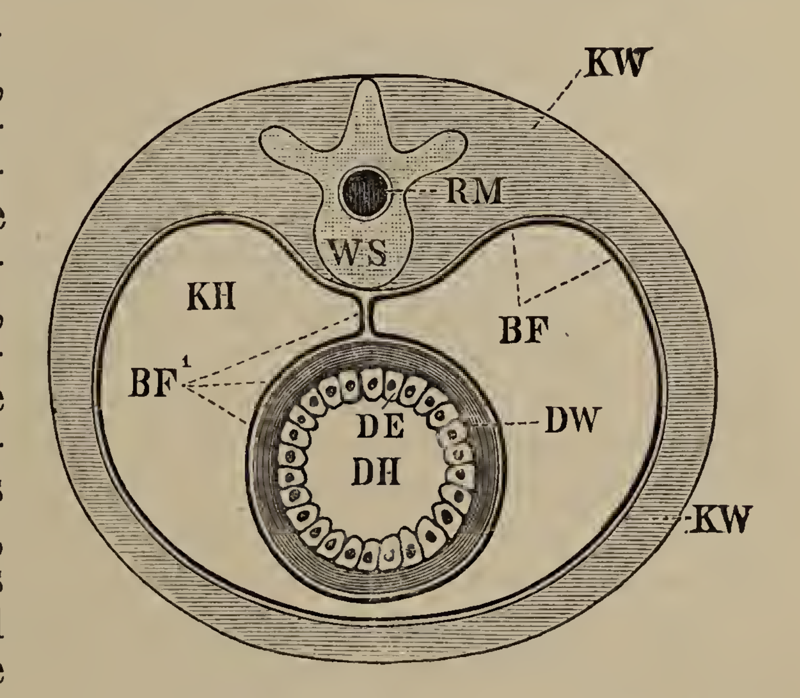


Fig. 161. Querschnitt durch den Wirbelthierkörper. Schema. *KW* Körperwand, *DW* Darmwand, *KH* Körperhöhle, *DH* Darmhöhle, *DE* die Zellen der Darmschleimhaut, *BF* das Bauchfell, welches den Leibesraum auskleidet, bei *BF*[1] den Darm überzieht und ihn an der Rückwand des Körpers befestigt, *WS* Wirbelsäule und *RM* Rückenmark im Querschnitt.

Zu diesen drei Schichten der Darmwand kommt noch eine äussere, accessorische Umhüllungshaut, das **Bauchfell** (Peritoneum). Dies ist eine seröse, an ihrer freien Fläche mit Plattenepithelien überzogene Membran, welche den ganzen Leibesraum [1]) auskleidet, denselben zu einem grossen Lymphraum gestaltet und von der Körperinnenwand auf die inliegenden Eingeweide übergreift. So kann man ein wandständiges (parietales) und inneres (viscerales) Blatt unterscheiden (Fig. 161 *BF, BF*[1]). Der Uebergang zwischen beiden wird durch das aus zwei Blättern bestehende Mesenterium dargestellt und dieses dient nicht nur als Aufhängeapparat, sondern auch als Leitband für die von der Wirbelsäulengegend auf die Eingeweide übertretenden Gefässe und Nerven. Letztere entstammen weitaus ihrer grössten Masse nach dem sympathischen System, allein am Anfangs- und Endabschnitt des Darmcanales, welche beide quergestreifte Muskeln führen und dem Willen unterworfen sind, kommen auch cerebrale resp. spinale Elemente in Betracht. Es handelt sich also, wie wir gesehen haben, um ein grosses, von der Körperinnenwand ausgehendes Faltensystem, in das die Viscera gewissermassen eingestülpt sind.

Der vorderste Abschnitt des primitiven Darmrohres fungirt sowohl als **Nahrungsweg,** als auch als **Athemhöhle** und besitzt zu diesem Behufe eine Reihe hinter einander liegender Löcher, in deren Bereich gewisse Einrichtungen des Gefässsystemes entstehen, mittelst deren das vorbeiströmende Wasser einem beständigen Gaswechsel unterworfen wird. Kurz es kommt zur Entwicklung von **Kiemen** (Fig. 162 *A*). Wenn auch letztere nur bei Fischen, Dipnoërn und wasserlebenden (resp. bei Larven von-) Amphibien eine physiologische Rolle spielen, so stellt doch auch bei höheren Wirbelthieren, ehe es bei ihnen (Chelonier, Crocodilier) zur Bildung eines eigentlichen Gaumens kommt, der hinter den Choanen liegende, grosse Abschnitt des Cavum oris et pharyngis einen gemeinsamen Luft- und Nahrungsweg dar (Fig. 162 *B, C*).

Mit der Schaffung eines eigentlichen Gaumens nun scheidet sich bekanntlich die primitive Mundhöhle in ein oberes respiratorisches und ein unteres nutritives Cavum oder in eine Nasen- und in eine secundäre oder definitive Mundhöhle. Allein auch in diesem Fall ist die Trennung keine vollständige, insofern auch hier beide Wege noch auf eine gewisse Strecke (Fig. 162 *D* bei †) gemeinsam sind. Es handelt sich dabei um jenen Abschnitt des Vorderdarmes, welchen man als Schlundkopf (Pharynx) bezeichnet, und der bei Säugern durch eine häutig-musculöse Falte, d. h. durch den weichen Gaumen, von der Mundhöhle getrennt wird.

---

1) Ich sage ausdrücklich: den ganzen Leibesraum, denn es überzieht als sogen. Pleura auch die Innenfläche der Brustwände und greift von hier aus auf die betreffenden Contenta über.

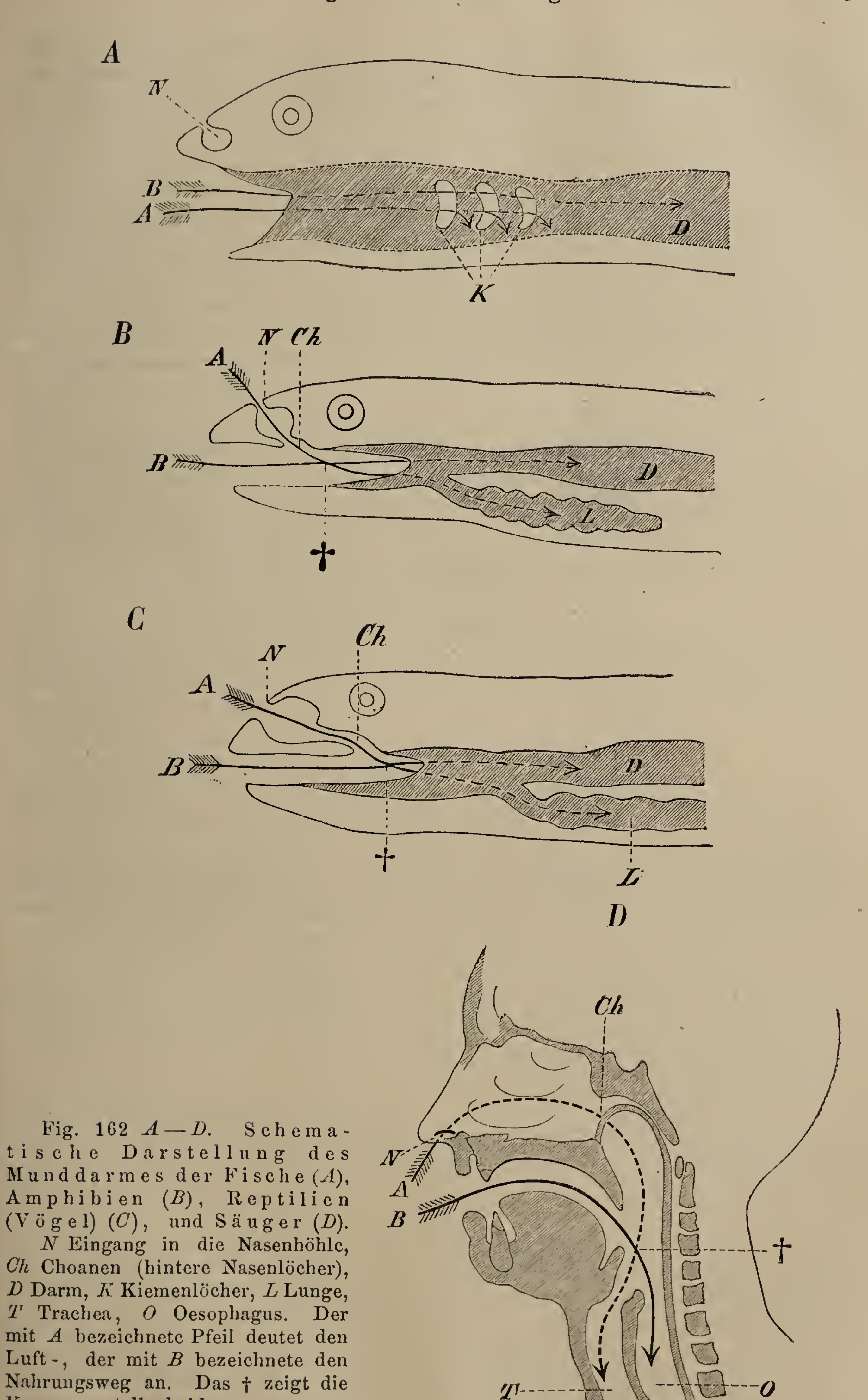


Fig. 162 *A—D*. Schematische Darstellung des Munddarmes der Fische (*A*), Amphibien (*B*), Reptilien (Vögel) (*C*), und Säuger (*D*).
N Eingang in die Nasenhöhle, *Ch* Choanen (hintere Nasenlöcher), *D* Darm, *K* Kiemenlöcher, *L* Lunge, *T* Trachea, *O* Oesophagus. Der mit *A* bezeichnete Pfeil deutet den Luft-, der mit *B* bezeichnete den Nahrungsweg an. Das † zeigt die Kreuzungsstelle beider an.

Der Darmcanal sämmtlicher Wirbelthiere zerfällt in drei Hauptabschnitte, nemlich in den **Vorder-, Mittel- und Hinterdarm.** Ersterer reicht bis zur Einmündung des Gallenausführungsganges der Leber und lässt sich wieder in vier Unterabtheilungen zerlegen: in den Mund- oder Kopfdarm (Cavum oris), in den Schlundkopf (Pharynx), den Schlund (Oesophagus) und (falls ein solcher ausgebildet ist) in den Magen (Ventriculus). Der stets den grössten Abschnitt darstellende Mitteldarm steht mit seinem Anfangsstück in wichtigen Beziehungen zur Leber (Hepar, Jecur) und zur Bauchspeicheldrüse (Pankreas). Er wird in der menschlichen Anatomie als Intestinum tenue (Dünndarm) oder auch als Jejunum und Ileum bezeichnet. Der Hinterdarm, das Intestinum crassum (Dickdarm) s. Colon der menschlichen Anatomie, kann in einen solchen im engeren Sinn und in einen End- oder Afterdarm (Rectum) zerfallen. Zwischen Vorder- und Mitteldarm, sowie zwischen diesem und dem Hinterdarm findet sich in der Regel eine stärkere, als Sphincter wirkende Anhäufung der Muskulatur (Valvula pylorica und Valvula ileo-colica s. Bauhini).

Der Verlauf des Darmcanales kann ein gerader, oder mehr oder weniger gewundener sein. Im letzteren Fall wird es sich also um eine bedeutendere Ausdeh-

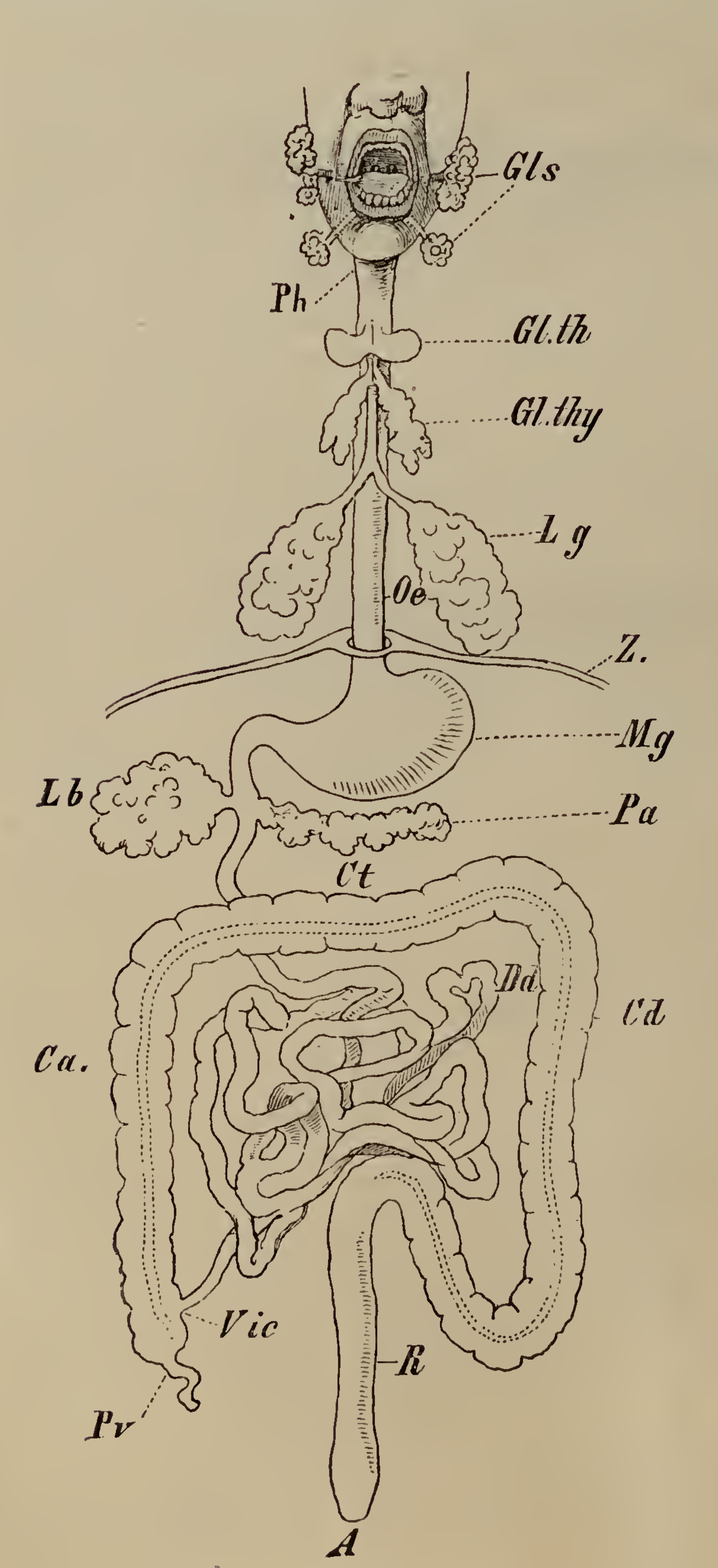


Fig. 163. Schematisches Uebersichtsbild über den gesammten Tractus intestinalis des Menschen. *Gls* Glandulae salivales, *Ph* Pharynx, *Gl.th* Glandula thyreoidea, *Gl.thy* Glandula thymus, *Lg* Lunge, *Oe* Oesophagus, *Z* Zwerchfell, *Mg* Magen, *Lb* Leber, *Pa* Pankreas, *Dd* Dünndarm (Mitteldarm), *Vic* Valvula ileo-colica, *Pv* Processus vermiformis, *Ca* Colon ascendens, *Ct* Colon transversum, *Cd* Colôn descendens, *R* Rectum, *A* Anus.

nung desselben und in Folge dessen um eine Vergrösserung der resorbirenden, verdauenden Fläche handeln.

Eine nicht unerhebliche Steigerung dieses Verhaltens resultirt aus der häufig zu Falten, Zotten und Papillen sich erhebenden Mucosa.

Ein Blick auf die Figur 163 erläutert den dem menschlichen Tractus intestinalis und seinen Anhangsgebilden zu Grunde liegenden Bauplan. Was jene betrifft, so nehmen sie alle ihre erste Entstehung von der Darmschleimhaut aus, sind also epithelialer Abkunft und stellen entweder zeitlebens drüsige Organe dar oder bilden sie sich wenigstens nach dem Typus von Drüsen. Mesodermale Elemente treten erst secundär dazu.

Vom Munddarm angefangen, lassen sich folgende Appendicular-Organe des Darmes unterscheiden:

1) Speicheldrüsen (Glandulae salivales) (*Gls*).
2) Schleimdrüsen (Glandulae muciparae).
3) Die Thymusdrüse (Glandula thymus) (*Gl.th*).
4) Die Schilddrüse (Glandula thyreoidea) (*Gl.thy*).
5) Die Lungen (Pulmones) (Schwimmblase) (*Lg*).
6) Die Leber (Hepar s. Jecur) (*Lb*).
7) Die Bauchspeicheldrüse (Pankreas) (*Pa*).

Dazu kommen noch die in die Darmwand eingebetteten Magen- und Darmdrüsen (Pepsin-, Lieberkühn'sche Drüsen etc.).

Vorderdarm.

1) Munddarm.

Abgesehen von Amphioxus und den Cyclostomen, wovon der erstere einen von Cirrhusstäben, letztere einen von einem Knorpelring umgebenen Mundeingang besitzen, sind alle übrigen Vertebraten mit **Kieferbildungen** ausgerüstet.

Eigentliche, d. h. mit Muskeln versehene **Lippenbildungen** finden sich erst bei Säugern und der zwischen ihnen und dem Kieferrand existirende Raum wird als Vorhof des Mundes (Vestibulum oris) bezeichnet. Er kann sich zu sogen. Backentaschen aussacken, welche als Aufbewahrungsort für die Nahrung dienen (viele Affen und Nager).

Die **Organe der Mundhöhle** zerfallen in drei Abtheilungen, welche die **Zähne**, die **Drüsen** und die **Zunge** in sich begreifen.

Zähne.

Am Aufbau der Zähne betheiligt sich das äussere und das mittlere Keimblatt. Das Mundepithel wuchert in die Tiefe, bildet hier den sogenannten Schmelzkeim, und trifft auf kuppelförmige Fortsätze des submucösen Bindegewebes, die man als Zahnkeime oder Zahnpapillen (Papillae dentium) bezeichnet. Beide Gewebselemente treten nun in innige Berührung

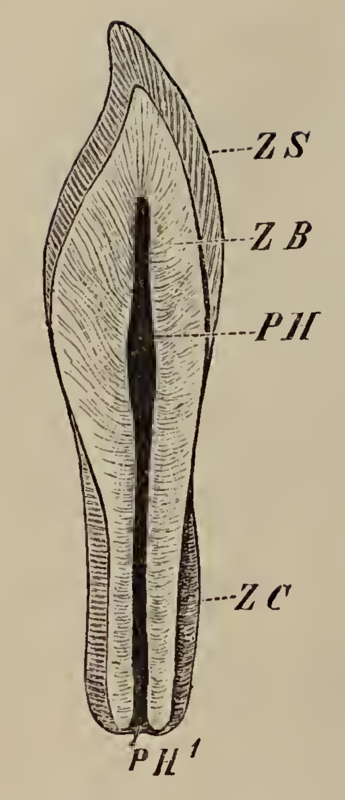


Fig. 164. Längsschnitt durch einen Zahn, halbschematisch.
ZS Zahnschmelz, *ZB* Zahnbein (Elfenbeinsubstanz), *ZC* Zahncement, *PH*[1] Eingang in die Pulpahöhle *PH*.

miteinander und lassen in Folge eines sehr complicirten Differenzirungsvorganges die einzelnen Schichten des Zahnes aus sich hervorgehen. Diese sind von dem freien Ende des Zahnes, d. h. der Zahnkrone, nach der Tiefe (Zahnwurzel) gezählt, folgende: der Zahnschmelz, das von einem feinen Canalsystem durchzogene Zahnbein (Elfenbeinsubstanz) und die Cementsubstanz (Fig. 164 *ZS, ZB, ZC*).

Die im Zahnfleisch steckende Zahnwurzel besitzt an ihrem unteren Ende eine kleine Oeffnung und diese führt in die Zahn- oder Pulpahöhle hinein (Fig. 164 *PH*[1], *PH*). Im Innern finden sich Gefässe und Nerven.

Während bei den unterhalb der Säugethiere stehenden Wirbelthieren der **Zahnwechsel** das ganze Leben hindurch vor sich geht, findet er bei jenen in der Regel nur einmal statt, d. h. das erste Gebiss, das sogen. Milchgebiss, wird nur einmal durch ein zweites, stärkeres und zugleich reicher ausgebildetes ersetzt („zweite Dentition"). Da nun gewisse Säuger, wie die Cetaceen und Edentaten, überhaupt keinem Zahnwechsel unterliegen, so werden diese als Monophyodonten den übrigen als den Diphyodonten gegenübergestellt.

Wenn sich alle Zähne, wie dies z. B. für die Zahnwale gilt, formell gleich verhalten, so spricht man von einem homodonten Gebiss und stellt diesem das heterodonte gegenüber. Im letzteren Falle haben sich die Zähne in Schneide-, Eck- und Backzähne differenzirt und dieser Zustand stellt, wie das Studium des (häufig homodonten) Milchgebisses beweist, einen erst später erworbenen Zustand dar.

Fische und **Amphibien.** Die früher beim Skelet erwähnten Hautzähnchen sowie die Zähne der Mundhöhle sind, weil demselben Mutterboden entwachsen, homologe Bildungen. Bei den Teleostiern kann jeder die Mundhöhle begrenzende Knochen Zähne tragen und dies gilt auch für das Zungenbein und die Kiemenbogen (Ossa pharyngea). Hier wie auf dem Parasphenoid finden sie sich oft in hechel- oder bürstenartiger Anordnung und dieses Verhalten sehen wir auch noch auf gewisse Urodelen vererbt (Fig. 165), im Allgemeinen aber tritt bei Amphibien dem von Zähnen starrenden Fischschädel gegenüber eine bedeutende Beschränkung in der Zahl der Zähne auf und zugleich macht sich in ihrer Form ein durchaus einheitlicher Character bemerkbar[1]).

1) Bei Fischen können die Zähne cylinder-, kegel- oder hackenförmig sein, oder werden sie meiselförmig, ähnlich wie die Schneidezähne der Säuger (Scarus



Fig. 165. Schädel von Batrachoseps attenuatus, Ventralseite, mit den Parasphenoidzähnen.

Nach unten kegelartig verbreitert, und einem Sockelstück aufsitzend, werden sie nach oben zu schlanker, zeigen eine schwache Krümmung und laufen entweder in zwei (Salamandrinen, Anuren) oder, was das ursprünglichere Verhalten ist, nur in eine Spitze aus (Axolotl, Ichthyoden, Derotremen, Gymnophionen).

Was die Vertheilung der tief in der Schleimhaut steckenden Amphibienzähne betrifft, so finden sie sich in der Regel am Ober-, Zwischen- und Unterkiefer, sowie am Vomer und Palatinum. Die oben erwähnte Bezahnung des Parasphenoids ist verhältnissmässig selten und das Operculare des Unterkiefers ist nur bei Salamanderlarven und Proteus bezahnt. Bei den Larvenformen der Anuren finden sich Hornkiefer und Hornzähne.

Reptilien. Mit der zunehmenden Festigkeit und Solidität des Kopfskelets geht bei Reptilien eine stärkere Ausbildung und da und dort auch eine reichere Differenzirung des Gebisses Hand in Hand. Die Zähne sitzen entweder in einer medianwärts offenen Rinne des Unterkiefers und sind mit der äusseren Circumferenz ihrer Basis der Innenfläche desselben angewachsen (pleurodonte Saurier, Lacertilier, Scinke, Amphisbaenen u. a.), oder sitzen sie am oberen, freien Kieferrand (acrodonte Saurier) oder endlich stecken sie in Alveolen, wie bei Crocodiliern und zahlreichen, fossilen Reptilien (thekodonte Reptilien). (Vergl. Fig. 166 *A, a, b, c*). Ausser dem Unterkiefer sind auch noch die übrigen Kieferknochen und hie und da auch noch die Knochen des Gaumenapparates bezahnt und zwar sind die Zähne, mit Ausnahme derjenigen der Lacertilier, wo sich zwei Spitzen finden, einspitzig[1]).

Dies gilt übrigens nicht in gleicher Weise für das Gebiss aller Reptilien, denn bei manchen, wie z. B. bei Hatteria, Uromastix spinipes, bei Agamen und zahlreichen fossilen Formen, wie namentlich bei denjenigen aus der Trias Südafrikas, kommt es schon zur

und Sarginae), wieder bei andern bilden sie ein förmliches Pflaster, sind abgerundet und auf das Zerquetschen der Nahrung berechnet. Weiter kommen haarartig feine, borstenförmige (Chaetodonten), oder säbelförmige Zähne vor (Chauliodus).

1) Ein eigenthümlicher Zahn findet sich bei den Embryonen der Saurier, Blindschleichen und Nattern. Er sitzt, an Grösse vor seinen Nachbarn bedeutend hervorragend, in der Mitte des Zwischenkiefers, steht wagrecht zur Schnauze und dient dem Jungen zur Durchbrechung der Eischale („Eizahn").

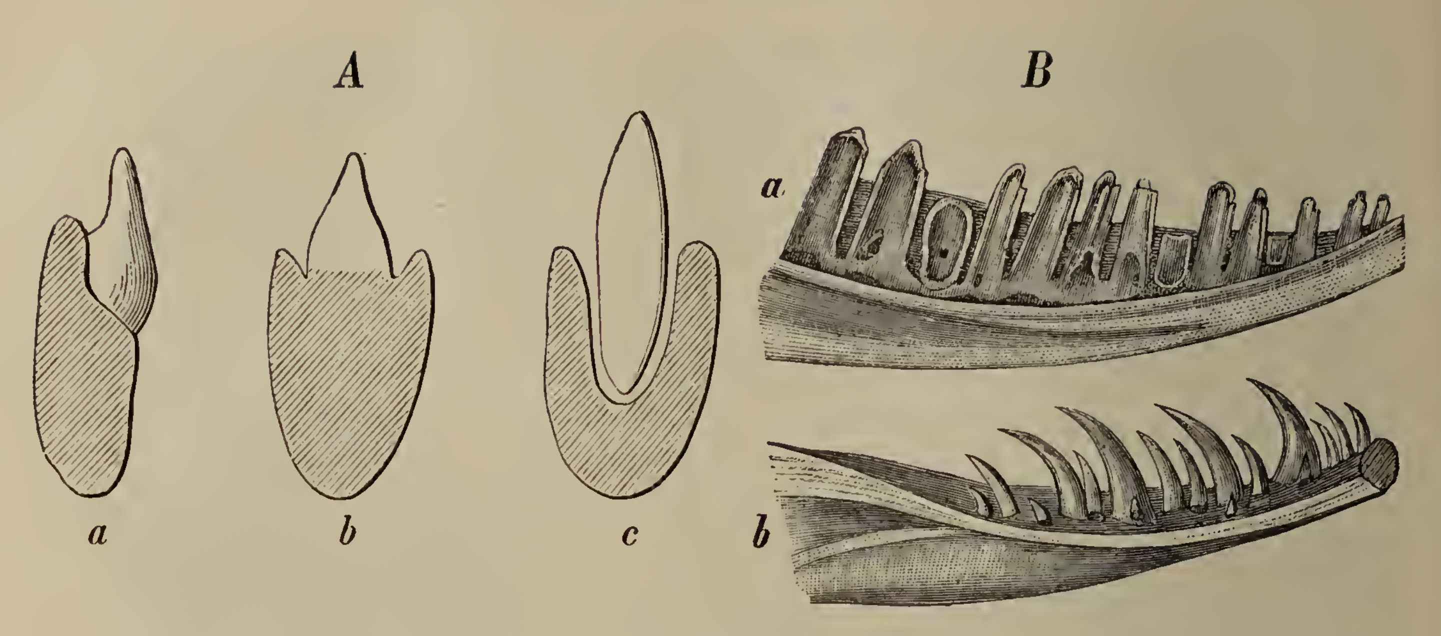
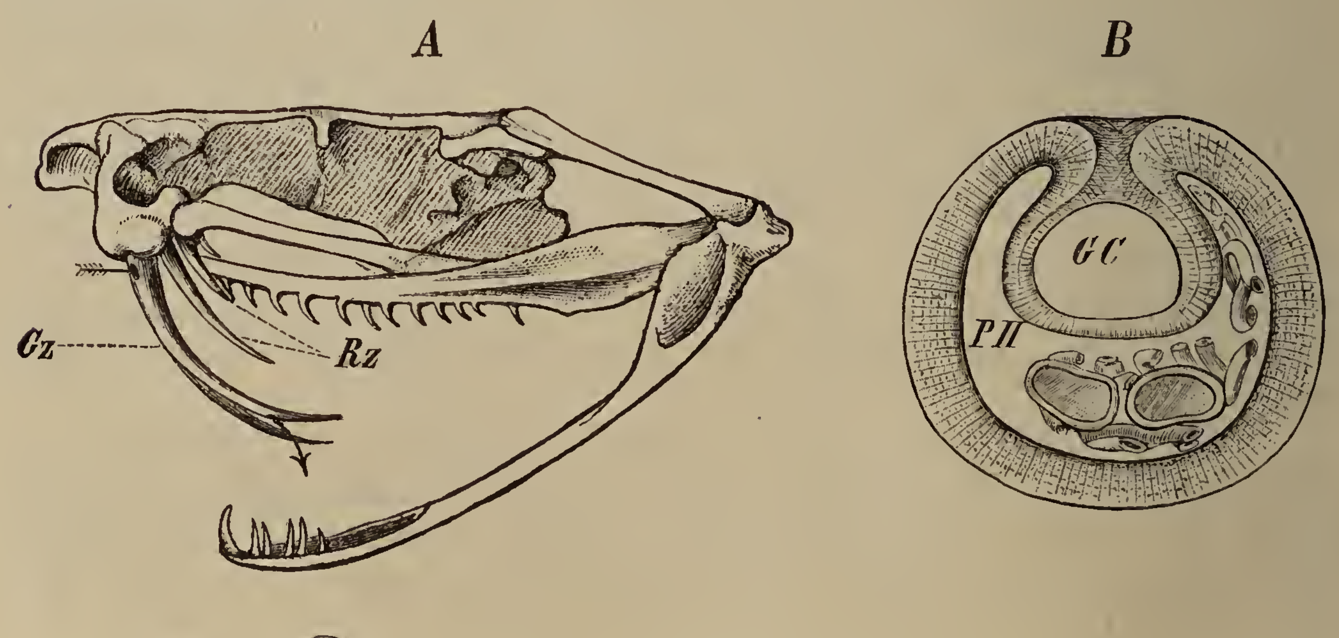


Fig. 166 *A*. Drei Schemata für pleurodonte (*a*), acrodonte (*b*) und thekodonte (*c*) Saurier.

B. *a* Unterkiefer von Lacerta vivipara, *b* von Anguis fragilis. Beide nach Leydig.

Herausbildung eines heterodonten Gebisses, d. h. zu Schneide-, Reiss- und Molarzähnen.

Eine besondere Beachtung verdient das Gebiss der Giftschlangen, insofern sich bei ihnen eine wechselnde Anzahl von Oberkieferzähnen in Giftzähne differenzirt. So handelt es sich z. B. bei unserer Kreuzotter (Vipera berus und prester) jederseits um neun, in Querreihen angeordnete Giftzähne; die stärkeren stehen nach aussen, die schwächeren Reservezähne wie im Schutze darunter (Fig. 167 *A*).



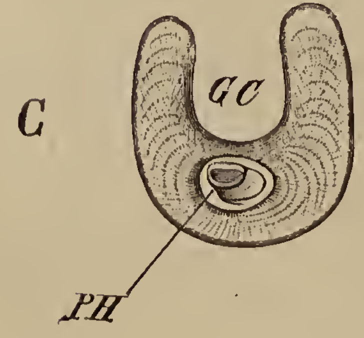


Fig. 167. Darstellung der Giftzähne. **A** Kopfskelet der Klapperschlange, **B** Querschnitt etwa durch die Mitte des Giftzahnes von Vipera ammodytes, **C** Querschnitt durch den Giftzahn von Vipera ammodytes nahe seinem vorderen Ende. *B* und *C* nach Leydig.

Gz Giftzahn, *Rz* Reservezähne, *GC* Giftcanal, *PH* Pulpahöhle.

Nur einer dieser Zähne ist mit dem Kieferknochen fest verbunden und besitzt ausser seiner eigentlichen Pulpahöhle noch einen, von letzterer halbringförmig umschlossenen Giftcanal (Fig. 167 ***B***, *C, GC*), dessen obere, mit dem Giftdrüsencanal communicirende Oeffnung an seiner Basis liegt, während seine Ausmündung in kurzer Entfernung von der Zahnspitze getroffen wird. (Vergl. den Pfeil in Fig. 167 *A*).

Die Zähne der fossilen Vögel Amerikas (Odontornithes) sassen entweder in eigentlichen Alveolen (Ichthyornis) oder nur in Furchen (Hesperornis), ähnlich wie bei Ichthyosaurus. Der Zwischenkiefer war unbezahnt und scheint einen hornigen Schnabel besessen zu haben. Alle heutigen Vögel, sowie auch diejenigen des Tertiärs und Diluviums, sind zahnlos.

Säugethiere. In Anpassung an die Art, Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung ist hier die Differenzirung des Gebisses am weitesten gediehen.

Man unterscheidet, wie früher schon angedeutet, im Allgemeinen Schneide-, Eck- (Reiss-), Back- und Mahlzähne (Dentes incisivi, canini, praemolares und molares). Alle stecken in wohl entwickelten Fächern (Alveolen) der Kieferknochen und nirgends handelt es sich mehr um eine Bezahnung der Knochen des Gaumendachs. Der bei Carnivoren die grösste Rolle spielende Reiss- oder Eckzahn (Dens caninus) ist als ein umgewandelter Praemolarzahn aufzufassen und schliesst sich an die am meisten nach vorne (oben im Zwischenkiefer) stehenden Schneidezähne an. Nach rückwärts folgen auf ihn die Praemolares und auf diese, am meisten nach hinten im Kiefer liegend, die Molares.



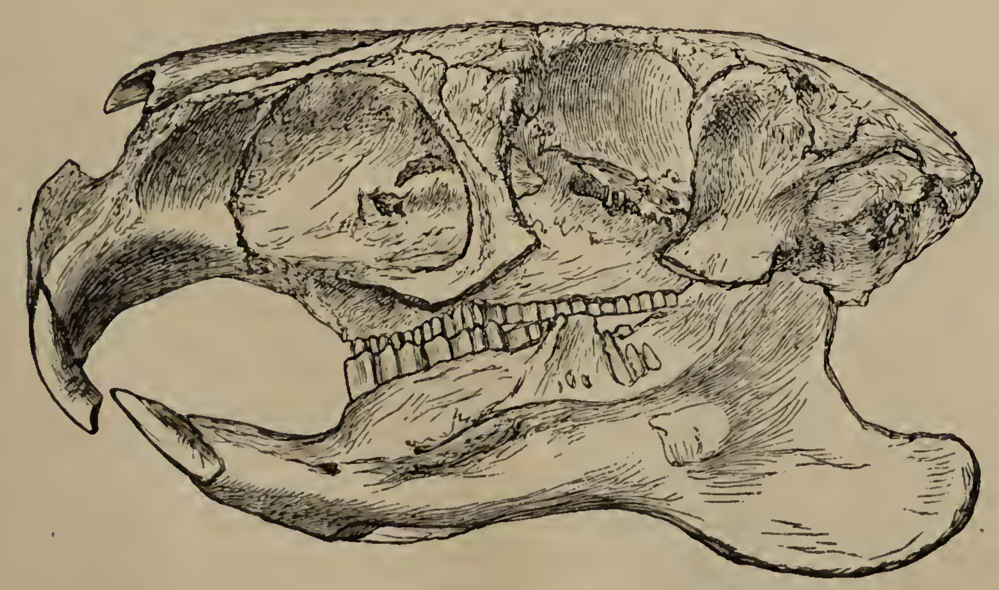
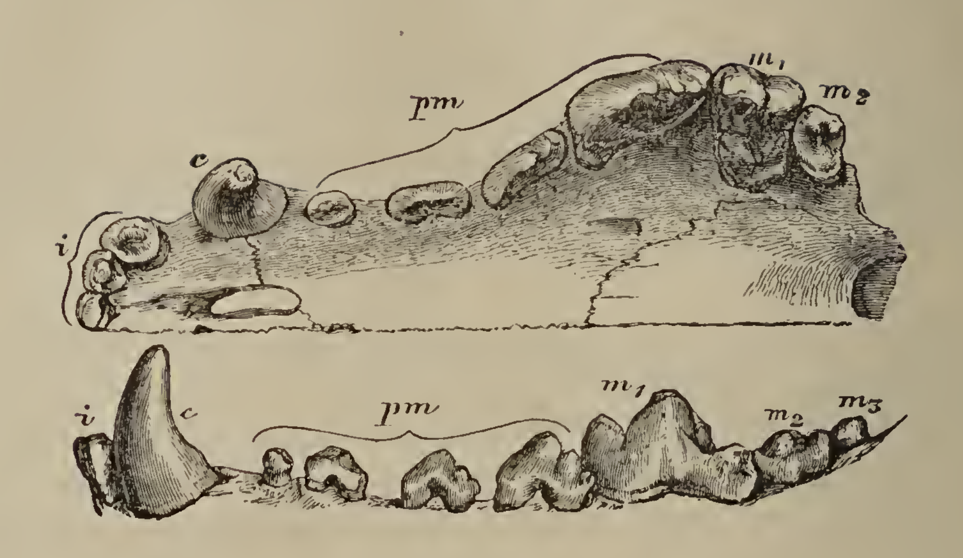


Fig. 168 *A*. Schädel eines placentalen Nagethieres, um den allgemeinen Charakter der Bezahnung eines Nagethiers zu zeigen (nach Tomes).

B



C



D



Fig. 168 **B**. Bezahnung des australischen Hundes, Canis Dingo. **C** Seitenansicht vom Schädel eines Hengstes. Zwischen dem Schneide- und Eckzahn ist eine kleine Lücke und zwischen diesen und den Molarzähnen eine viel grössere. **D** Obere Zähne vom Kaffir. Die Querleiste am oberen Molaris ist sehr deutlich, nicht allein am 1. und 2., sondern auch am 3. Molaris, der an diesem Schädel auch drei gut entwickelte Wurzeln besitzt (sämmtliche Figuren nach Tomes).

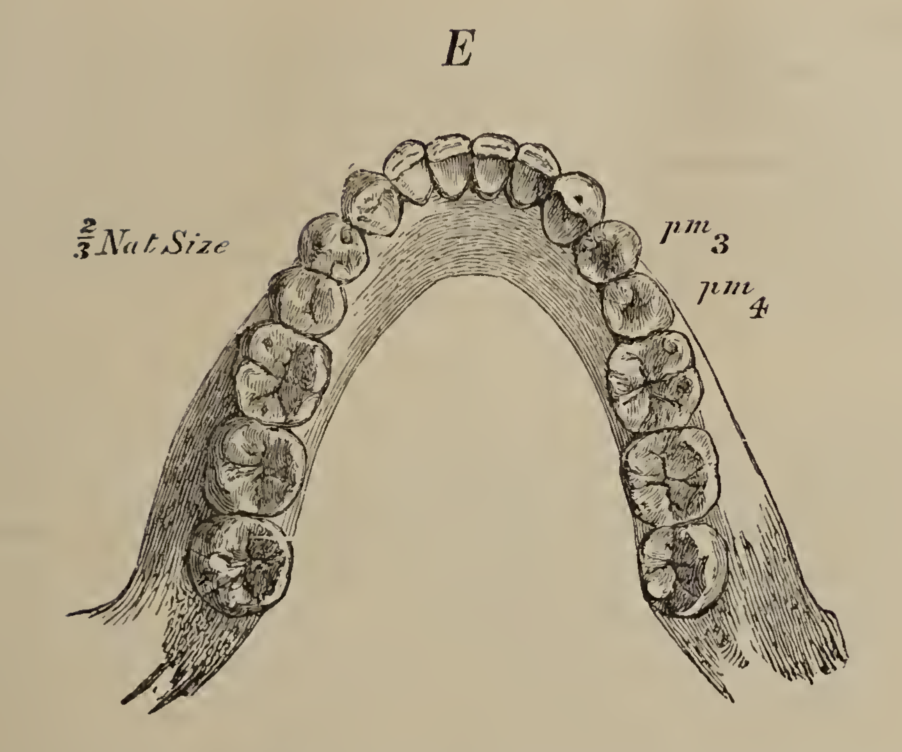


Fig. 168 *E*. Unter-Kiefer eines Kaffir, an welchem man die fünfhöckerigen Kronen der Molarzähne deutlich am 1. und 3., weniger am 2. Molaris sehen kann (nach Tomes).

Die Schneidezähne sind meiselartig, die Eckzähne dagegen besitzen im Fall ihrer stärksten Entwicklung (Carnivoren) eine spitzkegelartige, mehr oder weniger gekrümmte Form. Was die Praemolares und Molares betrifft, so sind sie von den vorhergehenden Zähnen ableitbar, insofern sich auch bei ihnen ursprünglich eine laterale, schneidende und eine mediale, phylogenetisch erst allmälig mit beim Kaugeschäft verwendete, schneidende Kante unterscheiden lässt. In der weiteren Entwicklung erscheint dann die ganze Kaufläche in ein und dasselbe Niveau gerückt und zeigt sich mehr oder weniger abgeflacht oder höckerig.

Die bei den verschiedenen Säugethiergruppen auftretenden, für die Systematik hochwichtigen Variationen des Gebisses sind so ausserordentlich zahlreich, dass hier unmöglich darauf eingegangen werden kann und ich will deshalb nur noch kurz Folgendes bemerken.

Der Grundtypus der Zahnstellung ist das gegenseitige Alterniren oberer und unterer Zähne; es entsprechen somit die Zähne je eines Kiefers nicht den Zähnen des gegenüberliegenden, sondern den Zwischenräumen zwischen diesen. Im Allgemeinen lässt sich im Hinblick auf das häufige Vorkommen rudimentärer, functionsloser Zähne annehmen, dass die Zähne im Laufe der genealogischen Entwicklung einer Verminderung unterworfen sind. Eine Vermehrung dagegen wird immer im Sinne eines Atavismus zu deuten sein. Jene Verminderung betrifft immer zunächst jenen Zahn, welcher als der letzte in einer functionell verschiedenen Abtheilung der oberen oder unteren Reihe anzusehen ist. So wird z. B. in der Abtheilung der Schneidezähne entweder der vorderste, neben der Medianlinie liegende oder der hinterste, an den Eckzahn grenzende auf

den Aussterbe-Etat gesetzt erscheinen können und dasselbe gilt für den vordersten und hintersten Praemolar- oder Molarzahn.

Schliesslich sei noch auf die häufig vorkommenden, sexuellen Differenzen des Gebisses hingewiesen, wie sie z. B. beim wilden Schwein, bei Monodon, beim Dugong und vor Allem beim Moschusthier beobachtet werden. Es handelt sich hier um eine Umbildung der Zähne zu Waffen für die geschlechtlichen Kämpfe.

Mundhöhlendrüsen.

Wie die Augen- und die Hautdrüsen, so treten auch die Mundhöhlendrüsen erst bei terrestrischen Thieren, d. h. von den Amphibien an, auf. Sie haben hier die Aufgabe, die mit der äusseren Luft in Berührung kommenden Schleimhäute durch ihr Sekret anzufeuchten und so vor Vertrocknung zu schützen. Anfangs aus fast indifferenten, nur eine schleimige Masse producirenden Organen bestehend, differenziren sie sich später in Apparate, deren Sekret zur Verdauung in ausserordentlich wichtige Beziehungen tritt oder das auch, wie bei Giftschlangen und giftigen Sauriern, zu einer furchtbaren Waffe werden kann.

Mit ihrer immer höheren physiologischen Aufgabe geht morphologisch eine immer grösser werdende Mannigfaltigkeit in Zahl und Gruppirung Hand in Hand. Dabei wechselt auch der histologische Character der Art, dass man alle drei Drüsenformen, welche die allgemeine Anatomie unterscheidet, also tubulöse, zusammengesetzt tubulöse und acinöse vertreten findet.

Bei den niederen Vertebraten überwiegen die beiden ersten Formen und sind dabei meist zu Gruppen angeordnet; bei den höheren dagegen tritt die letzte, entwicklungsgeschichtlich entschieden höher stehende Form in den Vordergrund.

Amphibien. Abgesehen von den Ichthyoden, Derotremen und Gymnophionen entwickelt sich bei allen Amphibien vom vorderen Theil des Mundhöhlendaches aus eine tubulöse Drüse, welche bei Urodelen ihrer Hauptmasse nach in den Hohlraum des Septum nasale resp. des Praemaxillare zu liegen kommt (Glandula intermaxillaris s. internasalis). Bei Anuren erscheint sie noch weiter nach vorne gerückt und ist voluminöser; hier wie dort aber münden ihre Ausführungsgänge in der vorderen Kopfgegend, am Gaumen aus. Bei Anuren findet sich in der Choanengegend noch eine zweite Drüse, welche ihr Sekret theils in die Choanenöffnung, theils in den Rachen ergiesst („Rachendrüse“).

Auch in der Zunge der Amphibien liegen zahlreiche Drüsenschläuche.

Reptilien. Hier macht sich den Amphibien gegenüber insofern ein Fortschritt bemerklich, als es schon zu einer Sonderung in Drüsengruppen kommt. So unterscheidet man nicht allein eine der Intermaxillardrüse homologe Gaumendrüse, sondern auch noch Zungen-, Unterzungen-, sowie obere und untere Lippendrüsen. Durch einen besonders grossen Drüsenreichthum

ausgezeichnet sind die Chamaeleonten und die Ophidier, bei welch' letzteren die Specialisirung der einzelnen Drüsengruppen am weitesten geht. Aus einem Theil der im Bereich der Oberlippe liegenden Gl. labialis differenzirt sich bei Giftschlangen die Glandula venenata. Sie ist in eine feste, fibröse Scheide eingepackt und steht unter mächtiger Muskelwirkung, so dass das

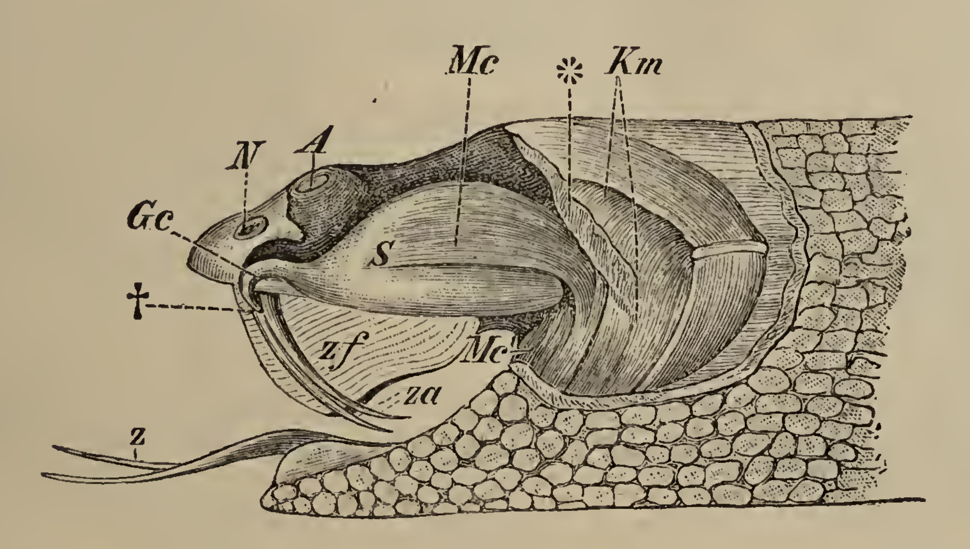


Fig. 169. Der Giftapparat der Klapperschlange. *S* Der fibröse Giftsack, welcher unter der Herrschaft des Musculus constrictor *Mc* steht. Bei *Mc*[1] sieht man eine Fortsetzung des letzteren zum Unterkiefer hinabsteigen, *Gc* der aus der Giftblase entspringende Ausführungsgang, welcher sich bei † in den Giftzahn einsenkt. Letzterer steckt in einer grossen Schleimhauttasche *zf*, die man sich über ihn weglaufend zu denken hat, *Km* frei präparirte Kaumuskeln, die zum Theil (bei *) im Schnitt erscheinen. Nach hinten davon erscheint der Schnittrand des Schuppenkleides, *N* Nasenöffnung, *A* Auge, nach vorne und oben luxirt, *z* Zunge, *za* Mündung des Giftcanales.

Sekret mit grosser Energie in den Giftcanal (Fig. 169 *Gc*) und von da in den Giftzahn (†) entleert werden kann.

Eine ähnliche giftige Eigenschaft besitzt die Unterzungendrüse eines mexicanischen Sauriers, des Heloderma horridum. Sie entleert sich durch vier, den Unterkieferknochen durchbohrende Ausführungsgänge vor den Furchenzähnen des Unterkiefers.

Bei Seeschildkröten und Crocodiliern finden sich keine grösseren, d. h. zu Gruppen vereinigten Drüsenorgane in der Mundhöhle.

Vögel. Hier — und dies gilt vor Allem für Klettervögel — finden sich gut entwickelte, am Boden der Mundhöhle ausmündende Zungendrüsen. Dass sie denjenigen der Saurier homolog sind, kann keinem Zweifel unterliegen und wahrscheinlich entspricht die in den Mundwinkel einmündende Drüse (Mundwinkeldrüse) der hinteren Oberlippendrüse resp. der Giftdrüse der Ophidier. Auch die Gaumendrüsen der Vögel haben ihre Homologa bei Reptilien.

Säuger. Bei Säugern unterscheidet man ihrer Lage nach drei Drüsen: 1) eine Gl. parotis, 2) eine Gl. submaxillaris und 3) eine Gl. sublingualis (Fig. 170 *P*, *S*). Jede mündet mit

einem starken Ausführungsgang (Ductus Stenonianus, Whartonianus und Bartholinianus) in die Mundhöhle ein.

Die erstgenannte entspricht der Mundwinkeldrüse der Vögel und somit auch der hinteren Partie der Oberlippendrüse (Giftdrüse) der Schlangen. Da nun die genannten Drüsen der Schlangen als Differenzirungen von Lippendrüsen aufzufassen sind, so werden wir auch für die Parotis dieselbe Genese voraussetzen dürfen und dies wird auch wirklich durch die Entwicklungsgeschichte bestätigt.

Dass die beiden andern Drüsen den Unterzungendrüsen der niederen Thierklassen homolog sind, bedarf keines besonderen Beweises und dies gilt auch für die zahlreichen, seitlich von der Zunge in die Mundhöhle einmündenden Schleimdrüsen.

Ueber die bei Säugethieren am Uebergang der Mund- in die eigentliche Rachenhöhle sitzenden Tonsillen vergl. das Capitel über das Lymphsystem.

Zunge.

Bei den Fischen ist die Zunge meist noch rudimentär und stellt in der Regel nur einen Schleimhautüberzug der Copularia des Visceralskeletes resp. des Zungenbeines dar.

Bei den Ichthyoden noch ziemlich fischähnlich, erreicht sie bei allen übrigen Amphibien durch das Auftreten einer eigenen Muskulatur eine bedeutend höhere Entwicklung und gewinnt zugleich an Volumen. Ihre Beweglichkeit wechselt nach den einzelnen Am-



Fig. 170. Zunge von Spelerpes fuscus, hervorgeschnellt.

phibiengruppen sehr stark und hängt von der Art ihrer Befestigung am Boden der Mundhöhle ab. In der Regel ist sie nur mit ihrem Vorderende oder einem Theil ihrer Ventralfläche angewachsen, oder aber ist sie ringsum frei und kann, wie bei Chamaeleo, vermittelst eines complicirten Mechanismus weit aus der Mundhöhle hervorgeschossen werden (Spelerpes) (Fig. 170).

Die freie Beweglichkeit der Zunge ist bei den meisten Reptilien und Vögeln zur allgemeinen Regel geworden, ihre Form- und Grössenverhältnisse aber unterliegen, wie ein Blick auf die Fig. 171 *A—D* lehrt, nach den verschiedenen Familien den allergrössten Schwankungen, so dass sie in der systematischen Zoologie eine

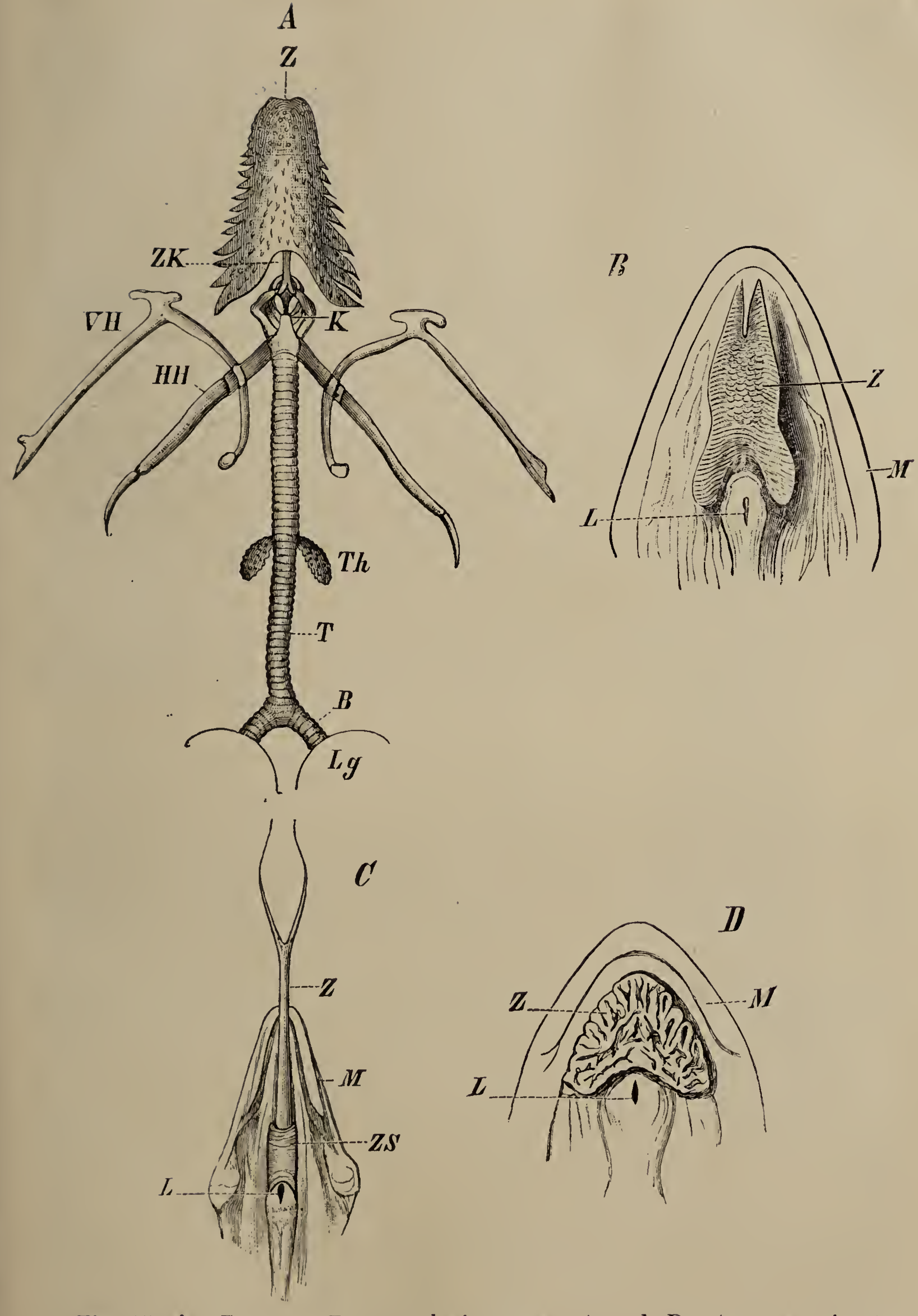


Fig. 171 **A**. Zunge, Zungenbeinapparat und Ductus respiratorius von Phyllodactylus europaeus. *Z* Zunge, *ZK* Zungenbeinkörper, *VH* und *HH* vordere und hintere Zungenbeinhörner, *K* Kehlkopf, *Th* Glandula thyreoidea, *T* Trachea, *B* Bronchien, *Lg* Lunge. **B** Zunge von Lacerta, **C** von Monitor indicus, **D** von Emys europaea. *M* Mandibula, *L* Aditus ad laryngem, *ZS* Zungenscheide, *Z* Zunge.

grosse Rolle spielt. Die geringste Beweglichkeit besitzt die Chelonier- und Crocodilierzunge.

Die Vogelzunge ist aus derjenigen der Saurier hervorgegangen zu denken und richtet sich im Allgemeinen nach der Form des Schnabels. Sie besitzt einen hornigen, häufig mit Papillen und spitzen Widerhaken versehenen Ueberzug, ja sie kann sogar, wie bei manchen Reptilien, an ihrem Vorderende gespalten, also gegabelt sein (Colibris), oder eine pinselartige Form gewinnen. Bei Spechten, auf deren ausserordentlich entwickelte Epibranchialia ich schon im Capitel über den Schädel verwiesen habe, kann sie mittelst eines complicirten Muskelapparates weit aus der Mundhöhle hervorgestossen werden und dient als Greiforgan. Am meisten entwickelt ist die Zunge bei Raubvögeln und Papageien, bei welch' letzteren sie ein breites, dickes, fleischiges Organ darstellt.

Was endlich die Zunge der Säugethiere betrifft, so hat sie hier, was Volumen, Beweglichkeit und vielseitigste Funktionsfähigkeit betrifft, ihre vollendetste Entwicklung erreicht und unterliegt, wie überall, je nach der Art der Nahrungsaufnahme, den allerverschiedensten Modificationen. Meist besitzt sie eine platte, vorne abgerundete, bandartige Form und ist vorstreckbar. An ihrer Unterfläche liegt ein Faltensystem, die sogen. „Unterzunge" (Plica fimbriata und mediana). Diese stellt ein phyletisch sehr altes Organ vor, welches als der Vorläufer desjenigen Gebildes aufzufassen ist, welches wir jetzt als Zunge bezeichnen.

Glandula thyreoidea.

Die Schilddrüse entsteht bei sämmtlichen Vertebraten als ein Divertikel der ventralen Schlundwand. Da nun bei Ammocoetes jenes Divertikel mit dem Schlundraum in offener Communication bleibt und auch bei Ascidien und Amphioxus ein ähnliches Verhalten zu beobachten ist, so liegt der Gedanke sehr nahe, dass wir es mit einem uralten Drüsenorgan zu schaffen haben, dessen sekretorische Funktion bei den Vorfahren der heutigen Wirbelthiere in wichtigen Beziehungen zum Vorderdarm gestanden haben mag.

Bei allen höheren Vertebraten kommt es im Laufe der weiteren Entwicklung zur Abschnürung des Organs vom Schlunde und die Communication zwischen beiden erscheint dann ein für allemal aufgehoben. In der Regel zeigt es eine paarige Anordnung und liegt dann rechts und links von der Medianlinie. Das Innere besteht aus rings geschlossenen, von einem Capillarnetz umsponnenen Drüsenblasen, oder treten auch (bei Säugern) cylindrische, verästelte Schläuche auf. Das Ganze zeigt einen lappigen Bau und ist namentlich bei Säugern durch einen ungemeinen Blutreichthum ausgezeichnet. Man kann sich daher des Gedankens nicht entschlagen, dass das in manchen Beziehungen rudimentäre Organ im Laufe der Stammesgeschichte einen Funktionswechsel einging, allein es ist zur Zeit noch nicht möglich, über seine heutige physiologische Auf-

gabe Rechenschaft abzulegen. Was seine Lage anbelangt, so verharrt es entweder, wie z. B. bei Fischen und Amphibien, zeitlebens an seinem locus nascendi, also am Boden der Mundhöhle und am Halse, oder rückt es mehr oder weniger weit (bei Vögeln z. B. bis zur Ursprungsstelle der Carotiden) nach hinten (Fig. 172 *Tr*).

Glandula thymus.

Auch die Thymusdrüse entsteht mit bilateraler Anlage von der Schleimhaut des Vorderdarmes aus, und zwar durch eine Wucherung des Kiemenspaltenepithels. Ob es sich auch hier, ähnlich wie bei der Gl. thyreoidea, um ein ursprünglich drüsiges, also secernirendes Organ, oder ob es sich um die Umbildung eines Materiales handelt, das einst zur Bildung von Kiemenblättchen bestimmt war, lässt sich zur Zeit noch nicht mit Sicherheit behaupten. Für die letztere Ansicht scheinen gewisse Befunde an Selachier-Embryonen zu sprechen. Die Anlage des Organs erfolgt hier zugleich in segmentaler, d. h. in einer der Zahl der Kiemenschlitze entsprechenden Anordnung, und auch bei Gymnophionen finden sich Andeutungen hievon.

In der postembryonalen Zeit zeigt das Organ stets einen lymphoiden Bau und steht durch seinen Reichthum an weissen Blutkörpern sicherlich in wichtigen physiologischen Beziehungen zum Gesammtorganismus. Dies mag namentlich für die Säugethiere seine Geltung haben, insofern es hier eine gewaltige, von der Gegend des Kehlkopfes, hinter dem Sternum bis zum Zwerchfell sich erstreckende Ausdehnung gewinnt und noch lange Zeit (oft mehrere Jahre) nach der Geburt persistirt. Während es nun hier später einer regressiven Metamorphose und schliesslich einem mehr oder weniger vollkommenen Schwund entgegengeht, bleibt es bei allen übrigen Wirbelthieren das ganze

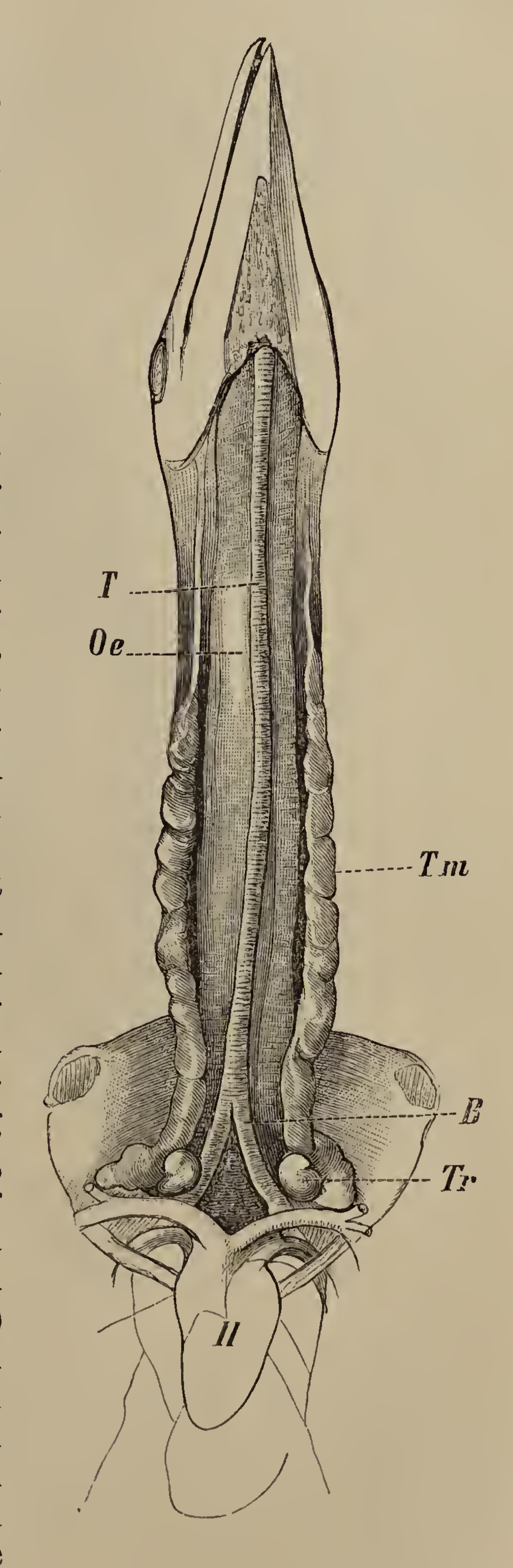


Fig. 172. Thymus und Thyreoidea von einem jungen Storchen. *T* Trachea, *B* Bronchien, *Oe* Oesophagus, *H* Herz, *Tm* Thymus, *Tr* Thyreoidea.

Leben bestehen und liegt als ein lappiges oder auch strangförmiges Organ an der vorderen oder seitlichen Halsgegend; so z. B. bei Knochenfischen hinter den Kiemen, in der Gegend der häutigen Commissur, welche den Kiemendeckel mit dem Schultergürtel verbindet; bei Amphibien nach hinten und oben vom Unterkiefergelenk etc. etc.

2) Vorderdarm im engeren Sinn.

Fische und **Amphibien.** Während sich bei Amphioxus ein erweiterter Abschnitt des Nahrungscanales vielleicht als eine Art Magen bezeichnen lässt, ist ein solcher bei Cyclostomen, Di-

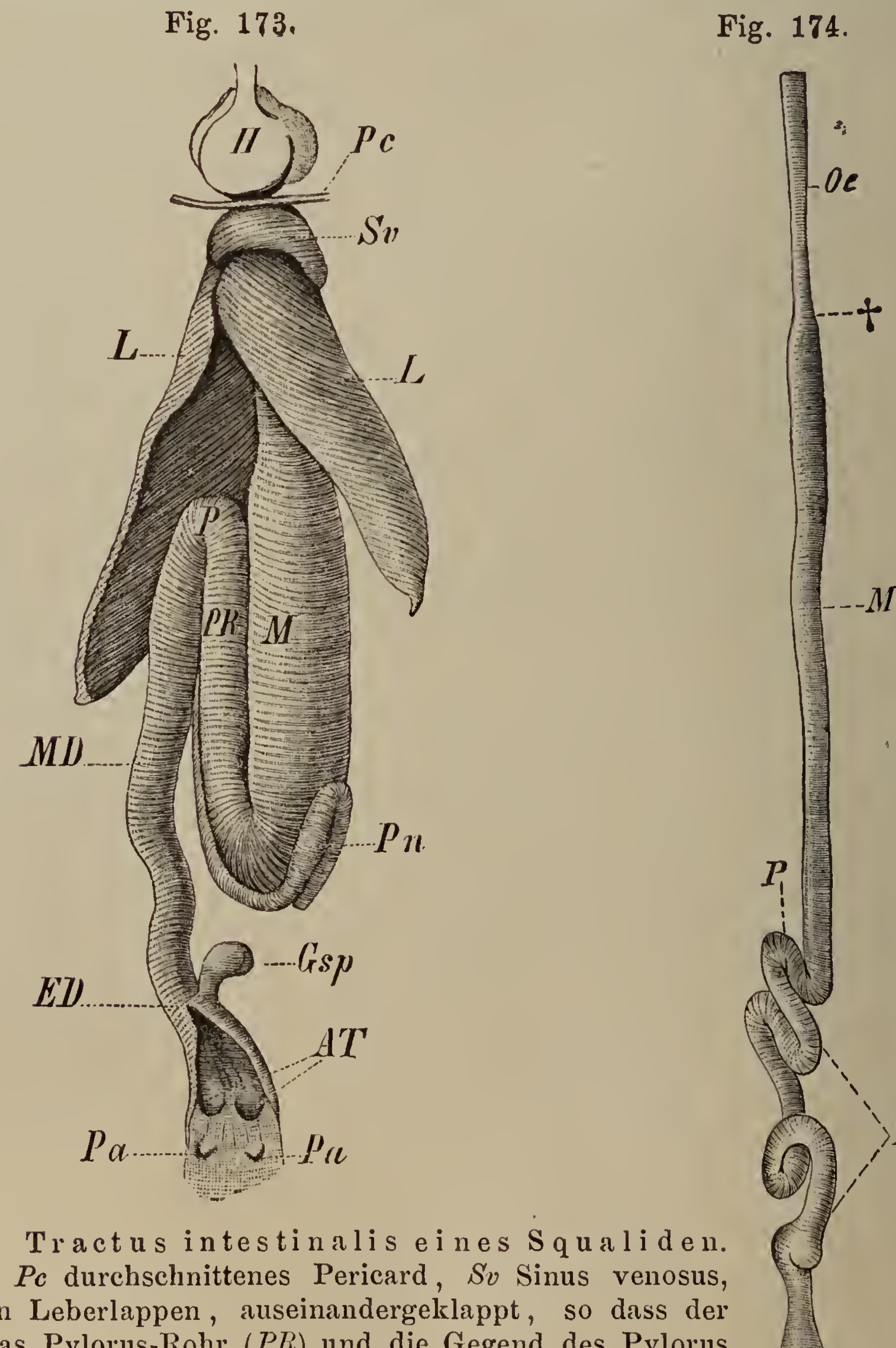


Fig. 173. Tractus intestinalis eines Squaliden. *H* Herz, *Pc* durchschnittenes Pericard, *Sv* Sinus venosus, *LL* Die beiden Leberlappen, auseinandergeklappt, so dass der Magen (*M*), das Pylorus-Rohr (*PR*) und die Gegend des Pylorus (*P*) sichtbar wird, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *Gsp* Glandula superanalis, *AT* Analtaschen, *PaPa* Ausmündung der Pori abdominales, *Pn* Pankreas.

Fig. 174. Tractus intestinalis von Siren lacertina.

Oe Oesophagus, der sich durch eine Furche † vom Magen *M* absetzt, *P* Gegend des Pylorus, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm.

pnoërn, Chimären, bei gewissen Teleostiern und manchen Kiemenmolchen von dem übrigen, häufig einen ganz geraden Lauf einhaltenden Darmrohr nicht deutlich abgesetzt. In diesem Fall hat als einzige, äusserlich sichtbare Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm, wie früher schon angedeutet, jene Stelle zu gelten, wo der Gallenausführungsgang der Leber (Ductus choledochus) die Darmwand durchbohrt.

Bei andern Fischen, wie z. B. bei Squaliden, allen Ganoiden, zahlreichen Teleostiern, den Derotremen, Salamandrinen und allen Anuren zeigt sich der Magen mehr oder weniger sackartig erweitert oder auch schlingenartig umgebogen, so dass man an ihm eine absteigende Partie (Fig. 173 *M*) und ein rückläufiges Pylorusrohr unterscheiden kann (*PR*). Im Allgemeinen adaptirt er sich der Leibesform. So besitzen z. B. die Rochen und Anuren einen ungleich mehr in die Breite entwickelten Magen, als die meisten andern Fische und Salamandrinen und dieses Gesetz gilt auch für die Reptilien (vergl. Fig. 174). Die grössten formellen Schwankungen zeigt der Magen der Teleostier. Der Oesophagus ist in der Regel nur kurz und häufig nicht deutlich vom Magen abgesetzt, doch kommen nicht selten Ausnahmen vor, so z. B. bei manchen Teleostiern und unter den Amphibien bei Siren lacertina (Fig. 174 *Oe*).

Reptilien. Hier tritt mit einer schärferen Differenzirung des Halses meist auch ein längerer Oesophagus auf und dieser ist von dem stets viel weiteren, in der Regel sackförmigen oder schlingenartig gebogenen und dadurch querliegenden (Chelonier)[1]) Magen immer deutlich abgesetzt. Schlangen, schlangenähnliche Saurier und Amphisbaenen besitzen einen in der Körperlängsaxe liegenden, schlanken, spindelförmigen Magen und der ganze Vorderdarm ist hier entsprechend der zu gleicher Zeit massenhaft und unzerkaut eingehenden Nahrung einer excessiven Erweiterung fähig.

Vögel. In Anpassung an die Nahrung, an die Lebensweise und an den Mangel eines Gebisses ist es hier insofern zu einer Art von Arbeitstheilung gekommen, als der früher[2]) einfache Magen in zwei Abtheilungen, eine vordere und eine hintere, zerfällt. Nur die erstere (Fig. 175 *DM*), welche ihres grossen Drüsenreichthums wegen Drüsenmagen genannt wird, betheiligt sich durch ihr Sekret an dem Chemismus der Verdauung, die letztere dagegen (Fig. 175 *MM*), auf deren Innenfläche sich eine aus erstarrtem Drüsensekret bestehende Hornschicht befindet, wirkt nur in mechanischem Sinn und besitzt dem entsprechend eine ungemein dicke, mit zwei sehnigen Scheiben versehene, musculöse Wandung. Aus diesem Grunde spricht man hier vom sogenannten Muskelmagen und

1) Der Oesophagus der Seeschildkröten ist wie derjenige mancher Vögel von Hornpapillen ausgekleidet.

2) Bei Crocodiliern weisen schon manche Thatsachen auf eine höhere, an die Vögel erinnernde Stufe des Magens hin.

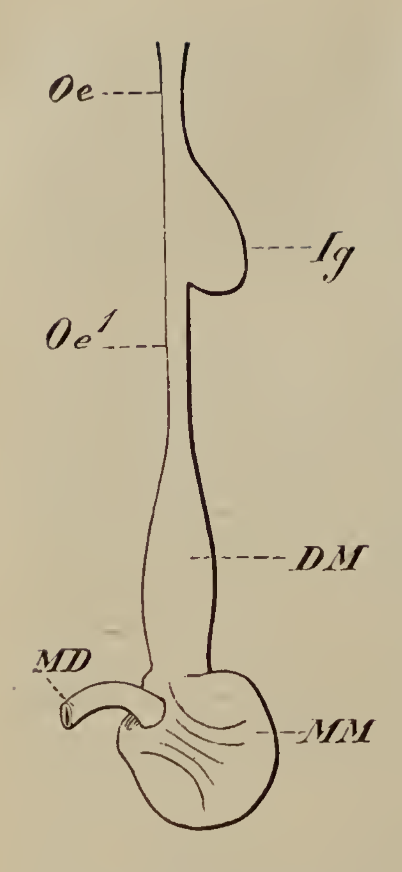


Fig. 175. Schematische Darstellung des Vorderdarmes eines Vogels. *Oe*, *Oe*1 Oesophagus, *Ig* Ingluvies, *DM* Drüsenmagen, *MM* Muskelmagen, *MD* Mitteldarm.

es lässt sich constatiren, dass seine Entwicklung in gerader Proportion steht zu dem Consistenzgrad der zu bewältigenden Nahrung. Bei Körnerfressern werden wir also die stärksten Muskellagen und auf der Innenfläche die dickste Hornschicht erwarten dürfen, während durch die Reihe der Insektenfresser hindurch bis zu den Raubvögeln eine continuirliche Abnahme dieses Verhaltens zu bemerken ist und sich die oben erwähnte Arbeitstheilung in immer geringerem Grade bemerklich macht. So lässt sich noch in der Reihe der heutigen Vögel der Weg verfolgen, den die Differenzirung des Organes in der Phylogenese eingeschlagen hat.

Schliesslich sei noch jene Ausbuchtung des Vogelschlundes erwähnt, die man als **Kropf** (Ingluvies) bezeichnet (Fig. 175 *Ig*). Man kann einen falschen, nur als Speisereservoir dienenden, und einen wahren, eine chemische Bedeutung besitzenden Kropf unterscheiden.

Säuger. Wie bei den Vögeln, so ist auch hier der Schlund deutlich vom Magen abgesetzt und in seinem Anfangsstück in einen, von starken Muskeln beherrschten Pharynx differenzirt.

Der Magen unterliegt hier so zahlreichen, unter dem Einfluss der Nahrung stehenden Modificationen, wie sie uns in keiner anderen Wirbelthierklasse begegnen. In der Regel besitzt er eine mehr oder weniger quere Lage und eine Sackform, an der man eine an den Oesophagus angrenzende Cardia und eine den Uebergang zum Mitteldarm vermittelnde Pars pylorica unterscheiden kann.

Im Allgemeinen besitzen Pflanzenfresser einen grösseren, complicirter gebauten Magen, als Fleischfresser; er kann Ausbuchtungen, d. h. Abkammerungen in verschiedener Zahl, so bei Wiederkäuern (Fig. 176 *E*) z. B. vier, erfahren, die man als Rumen, Reticulum, Omasus und Abomasus bezeichnet. Die beiden ersteren dienen nur als einfache Behälter, aus welchen die Nahrung wieder in die Mundhöhle emporsteigt, um hier noch einmal durchgekaut zu werden. Ist das geschehen, so gelangt sie in den Omasus und von hier aus endlich in den Abomasus, welch letzterer allein mit Labdrüsen ausgestattet und als Verdauungsmagen anzusehen ist. (Vergl. die punktirten Pfeile auf (Fig. 176 *E*, welche den Gang der Nahrung andeuten.)

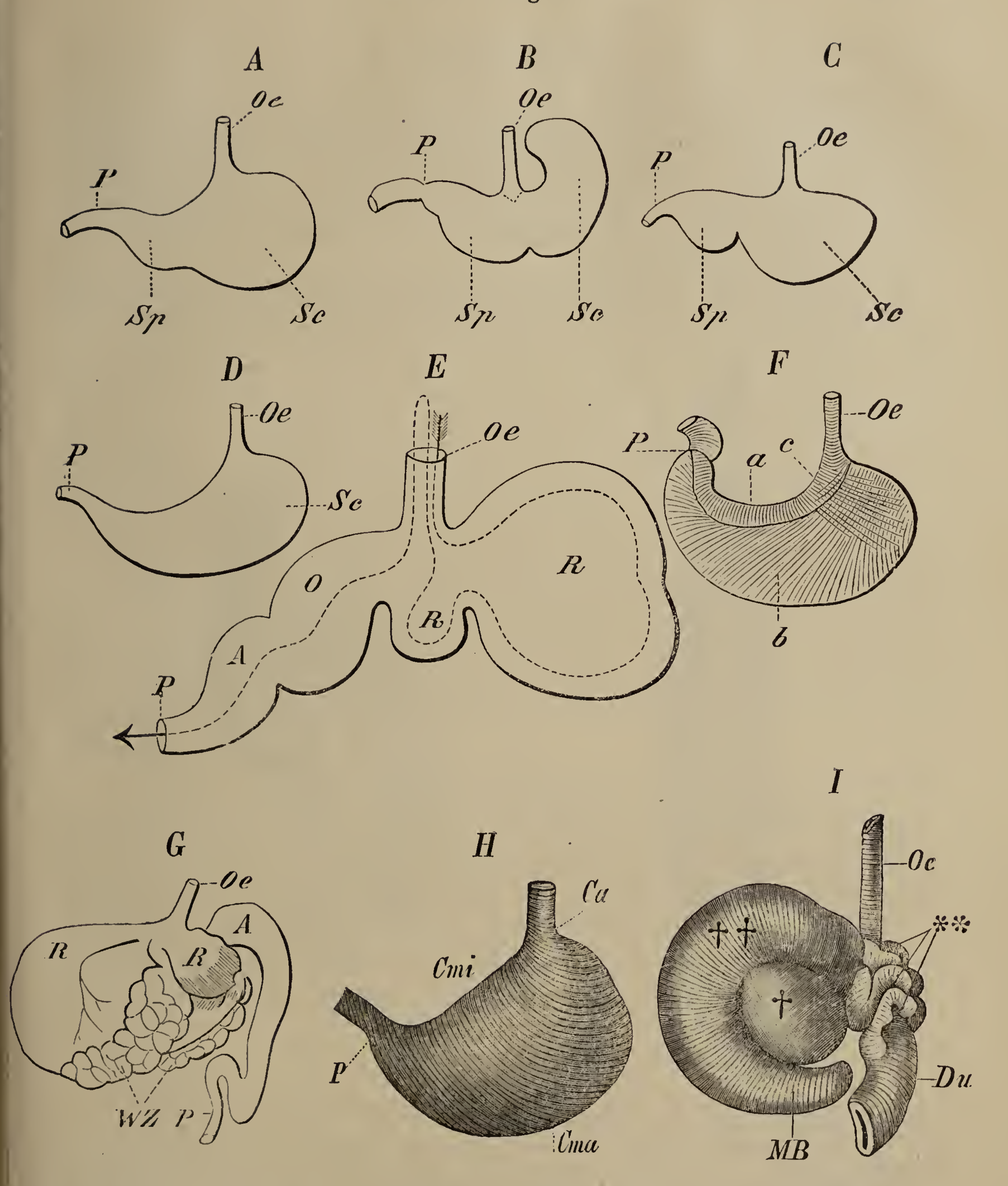


Fig. 176. Verschiedene Formen des Säugethiermagens. **A** Hund, **B** Mus decumanus, **C** Mus musculus, **D** Wiesel, **E** Schema für den Wiederkäuermagen; der eingezeichnete Pfeil gibt den Gang der Nahrung an, *R R* Rumen und Reticulum, *O* Omasus, *A* Abomasus, **F** Menschlicher Magen von Innen her auf seine Muskeln *a*, *b*, *c* praeparirt, **G** Magen des Kameels, *R R* Rumen und Reticulum, *A* Abomasus, *WZ* Wasserzellen, **H** Magen von Echidna hystrix, *Cmi* Curvatura minor, *Cma* Curvatura major, **I** Magen von Bradypus tridactylus, †† der dem Rumen —, † der dem Reticulum des Wiederkäuermagens entsprechende Abschnitt; ersterer ist bei *MB* in einen Blindsack ausgezogen, ** Ausstülpungen des Duodenums (*Du*). Fig. **G** nach Gegenbaur.

Oe Oesophagus, *P* Pylorus, *Sc* Saccus cardiacus, *Sp* Saccus pyloricus, *Ca* Cardia.

3) Mitteldarm.

Fische. Wie früher schon erwähnt, lässt das Darmrohr der verschiedenen Wirbelthiergruppen zwischen einem fast ganz geraden Lauf und einem grossen Windungsreichthum die allermannigfachsten Uebergänge und Zwischenstufen erkennen, doch kann man im Allgemeinen sagen, dass Pflanzenfresser ein längeres Darmrohr besitzen, als Fleischfresser.

Im Sinn einer Oberflächenvergrösserung ist eine in ihren ersten Spuren schon bei Ammocoetes auftretende, in's Darmlumen ein-

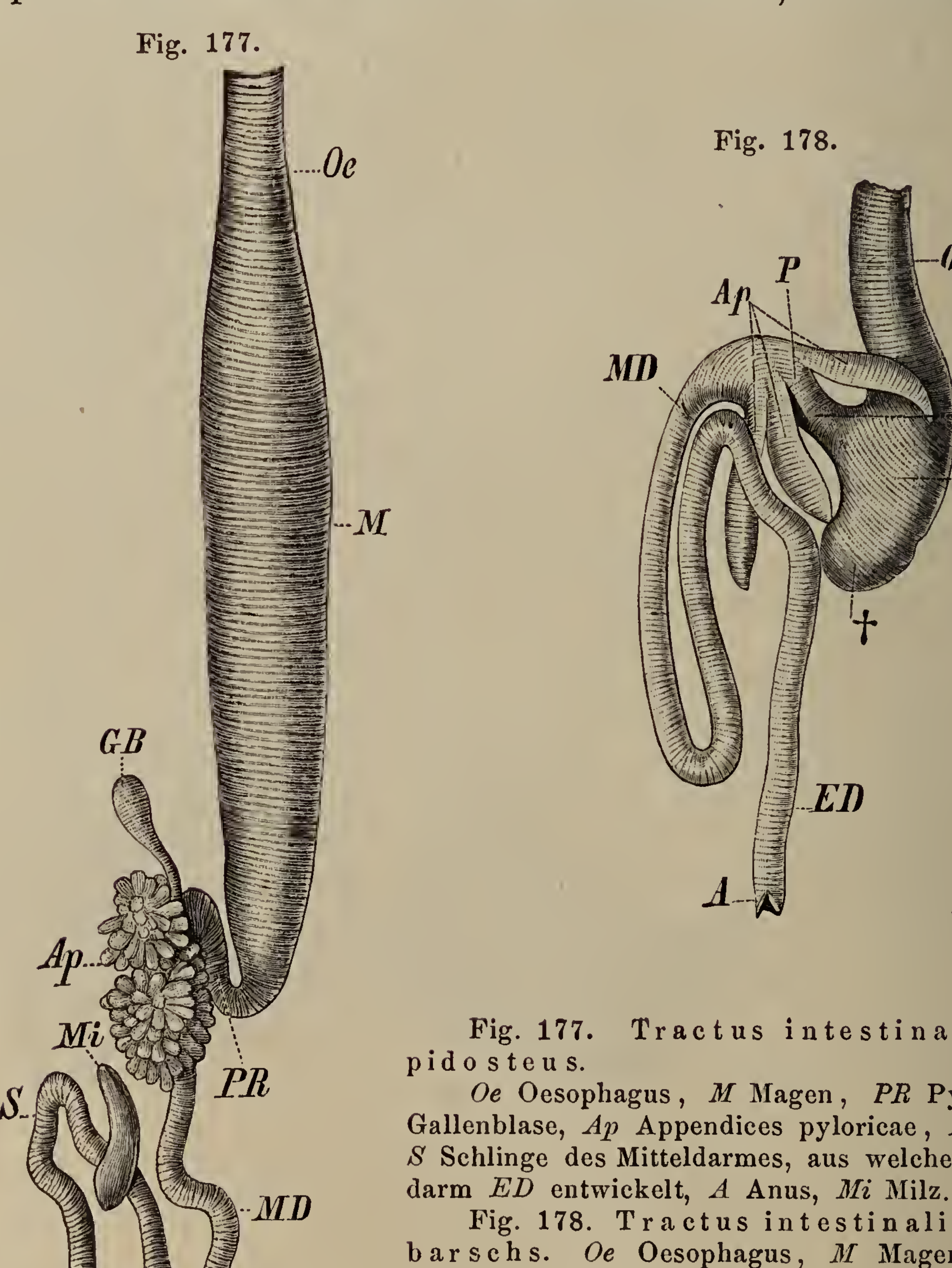


Fig. 177. Tractus intestinalis von Lepidosteus.
Oe Oesophagus, *M* Magen, *PR* Pylorusrohr, *GB* Gallenblase, *Ap* Appendices pyloricae, *MD* Mitteldarm, *S* Schlinge des Mitteldarmes, aus welcher sich der Enddarm *ED* entwickelt, *A* Anus, *Mi* Milz.

Fig. 178. Tractus intestinalis des Flussbarschs. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, † Blindsack desselben, *PP* Kurzes Pylorusrohr resp. Pylorusgegend, *Ap* Appendices pyloricae, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus.

springende Längsfalte aufzufassen, welche auch bei Selachiern, Dipnoërn und Ganoiden angetroffen und, ihrem Laufe entsprechend, Spiralfalte genannt wird. Bei der letztgenannten Fischgruppe geht sie schon einer Rückbildung entgegen und wird bei den übrigen Wirbelthieren überhaupt nicht mehr angetroffen.

Eine andere, unter denselben physiologischen Gesichtspunkt fallende, für den Fischdarm characteristische Erscheinung sind die zum erstenmal bei Ganoiden auftretenden und von hier an auf zahlreiche Teleostier sich fortvererbenden Appendices pyloricae. Es sind dies mehr oder weniger lange, häufig fingerartig gelappte Ausstülpungen des Mitteldarmes, welche hinter dem Pylorus im Bereich des Ductus choledochus ihre Lage haben (Fig. 178 und 179 *Ap*). Ihre Zahl schwankt zwischen **1** (Polypterus und Ammodytes) und **191** (Scomber scombrus). Die Appendices pyloricae einer-, sowie die Spiralklappe andrerseits, scheinen insofern in einem gegenseitigen Wechselverhältniss zu stehen, als sie sich in ihrem Auftreten bis zu einem gewissen Grade ausschliessen.

Amphibien und **Reptilien.** Hier begegnet man bei schlankem Körperbau, wie z. B. bei Gymnophionen, Amphisbaenen, Schlangen und schlangenähnlichen Sauriern, einem nur leicht wellig gebogenen, bei breitem, gedrungenem Körperbau dagegen, also bei Anuren, Crocodiliern und Schildkröten, einem in zahlreiche Schlingen gelegten Darmrohr. Salamandrinen und Saurier halten darin etwa die Mitte.

Vögel und **Säuger.** Hier erreicht der mehr oder weniger reich gewundene Mitteldarm in der Regel eine beträchtliche Länge und variirt dabei (auch in seiner Weite) mehr bei domesticirten, als bei wilden Formen. Ungefähr in der Mitte seines Verlaufes findet sich bei Vögeln ein kleines, blinddarmartiges Gebilde, der Rest des Ductus vitello-intestinalis s. Diverticulum coecum vitelli. Häufig, wie z. B. beim Menschen existiren relative Längenunterschiede zwischen dem fötalen und dem ausgewachsenen Darm.

4) Enddarm.

Der bei den Anamnia und den Sauropsiden, zusammt den Urogenitalgängen, in einen gemeinsamen Hohlraum, d. h. in die Cloake ausmündende Enddarm besitzt im Allgemeinen einen geraden Verlauf (Rectum) und setzt sich erst von den Amphibien an (andeutungsweise auch schon bei gewissen Ganoiden und Teleostiern) deutlich vom Mitteldarm ab. Er zeigt dabei — und dies gilt auch für viele Reptilien und Vögel — eine blasenförmige Auftreibung, welche oft diejenige des Magens sogar an Ausdehnung übertrifft (Fig. 179 *R*). Die in embryonaler Zeit schon erfolgende, blasenförmige Ausstülpung seiner ventralen Wand, die sog. Allantois, wird bei Amphibien in toto zur Harnblase.

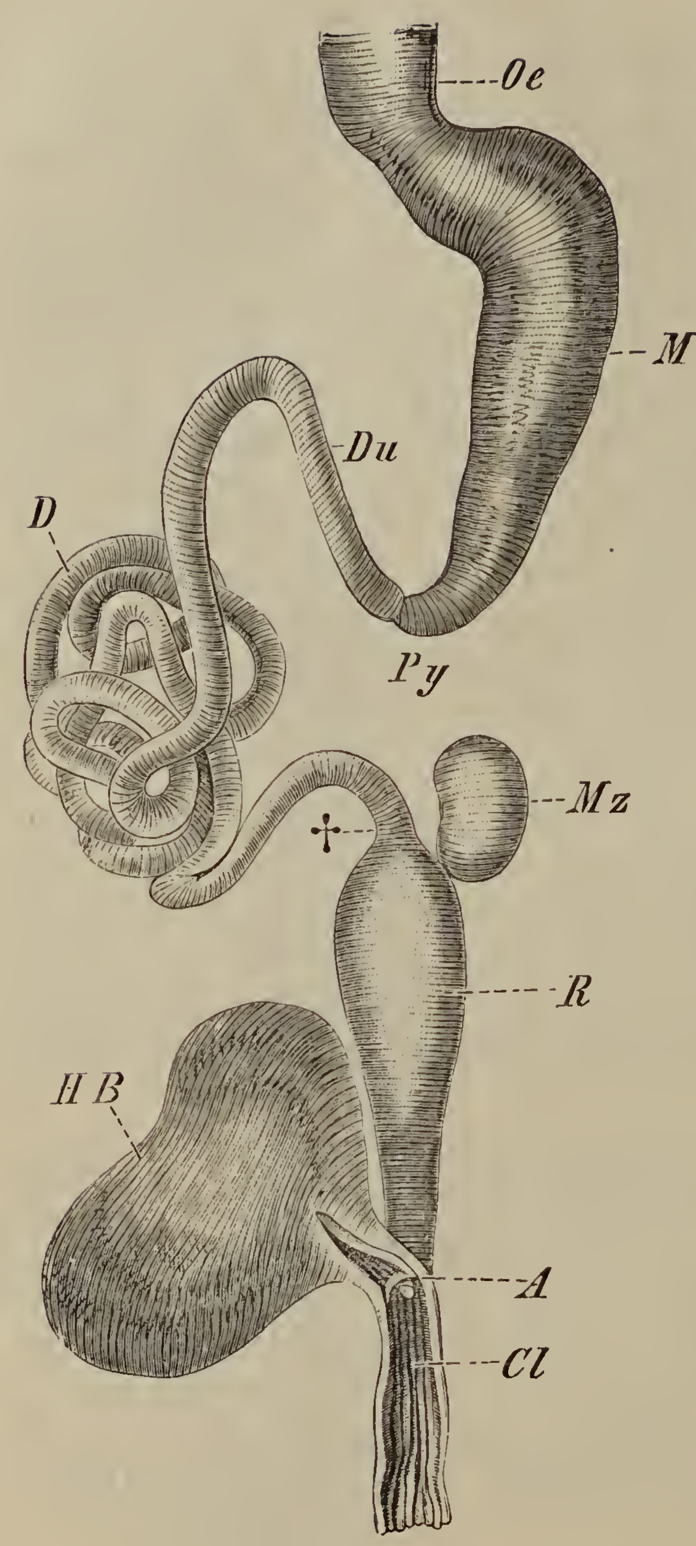


Fig. 179. Tractus intestinalis von Rana esculenta. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *Py* Pylorusgegend, *Du* Anfang des Mitteldarmes (Duodenum), *D* Mitteldarm, † Grenze desselben (Klappe) gegen den Enddarm (*R*), *A* Mündung des letzteren in die Cloake *Cl*, *HB* Harnblase, *Mz* Milz.

Wie es sich mit diesem Organ bei den Amnioten verhält, soll in einem späteren Capitel erörtert werden.

Von den Reptilien an tritt eine asymmetrische Aussackung am Anfangstheil des Enddarmes auf, die man als **Blinddarm** (Intestinum coecum) bezeichnet.

Bei den Vögeln legt sich dieser in der Regel paarig an und kann eine enorme, den Hauptdarm an Länge sogar übertreffende Ausdehnung erreichen (Lamellirostres, Rasores, Ratiten). Andrerseits aber kommen alle möglichen Zwischenstufen, bis zum völligen Verschwinden, vor.

Bei starker Ausdehnung stehen die Blinddärme jedenfalls in wichtiger Beziehung zur Verdauung, indem sie eine Oberflächenvergrösserung der Mucosa darstellen; ja es kann dieses Verhalten noch dadurch eine Steigerung erfahren, dass, wie z. B. beim Strauss, im Innern eine, zahlreiche Windungen bildende, Spiralfalte auftritt.

Den Vögeln eigenthümlich ist die sogen. **Bursa Fabricii.** Sie stellt ein aus solider, epithelialer Anlage hervorgehendes, später aber zu einer Blase sich aushöhlendes, kleines Gebilde dar, welches frei in der Beckenhöhle zwischen Wirbelsäule und dem hintersten Theile des Enddarmes liegt. Es stösst nach hinten an den tiefsten Theil der Cloake, in die es unterhalb der Urogenitalöffnungen ausmündet.

Von dem in physiologischer Beziehung noch ganz dunklen Organ erhalten sich bei einigen Vogelarten mehr oder weniger deutliche Reste.

Säuger. Hier erreicht der eine wechselnde Zahl von Schlingen bildende Enddarm eine grosse Länge und zugleich eine dem Mittel-

darm gegenüber viel grössere Weite, so dass sich beide schon dadurch, sowie durch Haustrabildungen, welche der Enddarm erzeugen kann, stets deutlich von einander absetzen. Nur sein hinterster, in die Beckenhöhle sich einsenkender Abschnitt, das sogen. Rectum, entspricht dem Enddarm der niederen Vertebraten; der übrige, viel grössere Theil ist als eine, erst in der Reihe der Säugethiere gemachte Erwerbung aufzufassen und heisst Colon. An diesem lassen sich oft, wie z. B. beim Menschen, wieder Unterabtheilungen unterscheiden.

Der in allgemeinster Verbreitung vorkommende Blinddarm unterliegt, je nach der Art der Nahrung, auch hier den allergrössten Schwankungen nach Form und Grösse. So ist er sehr klein oder kann auch ganz fehlen bei Carnivoren, Zahnwalen, Insectivoren und Chiropteren, oder kann er bei Herbivoren den ganzen Körper sogar an Länge übertreffen. Zwischen ihm und dem übrigen Enddarm besteht ein gewisses compensatorisches Verhältniss. In manchen Fällen (manche Affen, Nager, Mensch) tritt bei einem Theil des Blinddarmes im Laufe der individuellen Entwicklung eine Verkümmerung ein (Fig. 163 *Pv*), so dass man von einem wurmförmigen Fortsatz (Processus vermiformis) sprechen kann. Es weist diese Thatsache auf den früheren Besitz eines längeren Darmrohres zurück.

Unter allen Säugethieren besitzen nur noch die Monotremen eine Cloake. Bei allen übrigen kommt es zur Trennung des Afters von der Urogenitalöffnung.

Histologie der Darmschleimhaut.

Abgesehen von der Mund- und Afteröffnung, wo sich in der Regel der epidermoidale Epithelcharacter erhält, hat man sich das Epithel der Darmschleimhaut der Wirbelthiere ursprünglich, d. h. phylogenetisch, aus flimmernden Cylinderzellen bestehend zu denken. Auch ontogenetisch kommt dies da und dort noch zum Ausdruck, ja bei den niedersten Fischen, wie bei

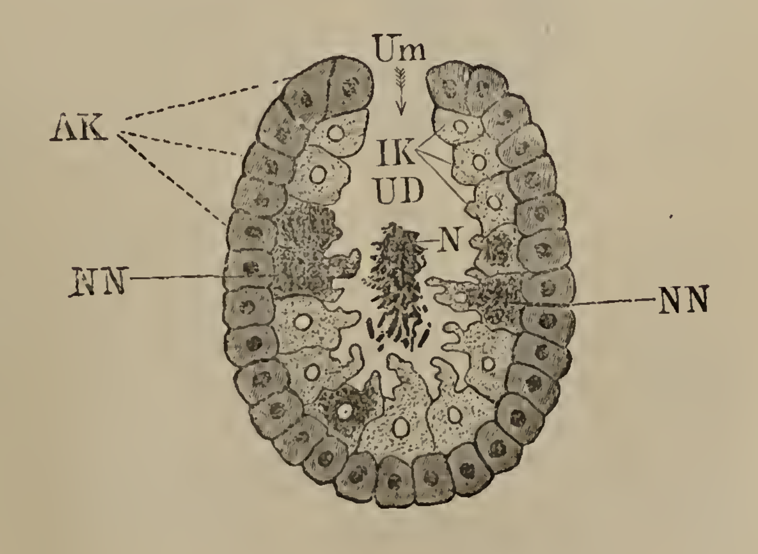


Fig. 180. Schematische Darstellung des Coelenteratenkörpers. AK und IK äusseres und inneres Keimblatt. Z Zellen des äusseren, ZZ Zellen des inneren Keimblattes, welche amöboide Fortsätze aussenden und bei NN schon Nahrungstheilchen aufgenommen haben, UD Urdarmhöhle, in welcher sich Nahrung (N) befindet, Um der Urmund.

Amphioxus und den Petromyzonten (Ammocoetes), persistirt das Flimmerepithel das ganze Leben hindurch.

Bei allen übrigen Vertebraten, zumal bei den höheren, treten in

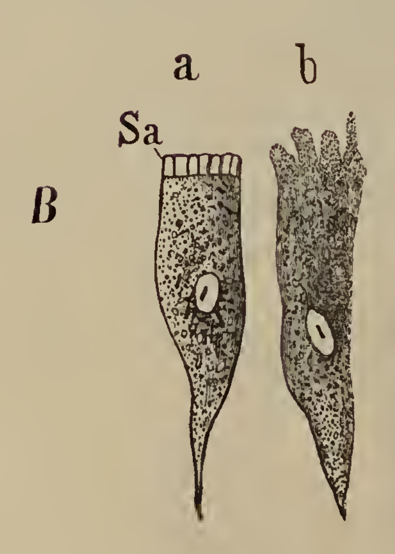


Fig. 181. **A** Ein Stück Darmwand im Querschnitt, z. T. schematisirt. Die Zwischenschicht d. h. die Submucosa und die Schleimhaut ist im Verhältniss zu den äusseren Schichten des Darmes absichtlich viel zu breit gezeichnet. Links von der Abbildung hat man sich die Körperhöhle, rechts die Darmhöhle zu denken. *B* Bauchfellüberzug des Darmes, *M* Längsmuskelschicht, M^1 Ringmuskelschicht, *Z* Zwischenschicht, *S* Schleimhaut, welche sich bei *Zo*, *Zo* zu Zotten erhebt, *G*, *G* Gefässe, deren grössere Stämme zwischen dem Bauchfell und der Muskelschicht verlaufen. Die feineren Gefässe verzweigen sich in der Zwischenschicht, umspinnen dort die Lymphzellenpakete (*LL*) sowie die Drüsen und schicken feine Schlingen in die Zotten hinein (bei G^1). *DD* Eingänge in die Drüsen, *E*, *E* Epithelzellen der Schleimhaut mit ihrem Randsaum, welcher bei E^1 in amöboider Bewegung begriffen ist. — Dieselben Zellen sind in Fig. 181 **B**, *a*, *b* bei viel stärkerer Vergrösserung dargestellt. — *Ly* zerstreute Lymphzellen in der Zwischenschicht, L^1, L^3 Lymphzellen im Durchtritt durch die Schleimhaut begriffen, bei L^2 sind mehrere bereits in die Darmhöhle gelangt und beginnen die dortigen Nahrungstheilchen *NN* unter amöboiden Bewegungen aufzunehmen, *LL* Lymphzellenpakete, *Lym* Lymphgefässe in den Darmzotten.

der postembryonalen Zeit Wimperhaare nur noch ausnahmsweise auf, so dass man im Allgemeinen nur von einem gewöhnlichen Cylinderepithel reden kann.

An der freien, dem Darmlumen zugekehrten Zellfläche macht sich übrigens ein gestrichelter Saum bemerklich, der als Ausdruck des früheren Flimmerkleides aufzufassen und der bei niederen Vertebraten einer activen, amoeboiden Bewegung fähig ist (Fig. 181 ***B***). Darin, d. h. in der activen Betheiligung der Zelle am Resorptionsprocess haben wir ein altes Erbstück von den wirbellosen Thieren her zu erblicken und ich verweise zu diesem Zwecke auf die Figur 180, welche ein Schema des Coelenteratenkörpers vorstellt, in welchem die das Coelom *(UD)* (Archenteron oder Urdarmhöhle) auskleidenden Entodermzellen *NN* durch Pseudopodienbildung gerade mit der Aufnahme der Nahrungspartikelchen *N* beschäftigt sind. Man vergleiche damit die an ihrem freien Rande ebenfalls in Bewegung begriffenen Darmepithelien $E^1 E^1$ eines niederen Wirbelthieres auf Fig. 181 ***A***, sowie dieselben, bei stärkerer Vergrösserung dargestellten Zellen *a* und *b* auf Fig. 181 ***B***.

Ausser diesen resorbirenden Epithelien betheiligen sich — und dies gilt wieder in hervorragendster Weise für die niederen Wirbelthiere, wie vor Allem für die Fische und Dipnoër — noch andere Zellen an der activen Aufnahme der Nahrung. Dies sind die in der Submucosa (Fig. 181 *A, Z*) massenhaft vorhandenen, oft zu ganzen Paketen *(L)* vereinigten Lymphzellen (Leukocyten, welche deshalb den passenden Namen der Phagocyten erhalten haben.

Diese, der ausgedehntesten, amoeboiden Bewegungen fähig, begeben sich auf die Wanderschaft, drängen sich zwischen den Darmepithelien hindurch (Fig. 181 *A*, L^1 L^3) und kommen im Darmlumen mit der Nahrung (L^2 und *NN*) in Contact. Wieder andere dieser Phagocyten scheinen die Nahrungspartikelchen erst aufzunehmen, nachdem sie durch die Epithelien hindurch in das submucöse Gewebe eingedrungen sind. Hier werden sie dann den Lymphbahnen *(Lym)* und weiterhin dem Stoffwechsel des Gesammtorganismus einverleibt.

Diese Phagocyten besitzen noch die weitere Eigenschaft, schädliche Stoffe oder der regressiven Metamorphose verfallene Gewebstheile, wo sie nur immer im Körper vorkommen mögen, zu binden d. h. unschädlich zu machen. Sie stellen also gewissermassen eine Aufsichtsbehörde, eine Art von Polizeimannschaften, im Thierkörper dar.

So kämen wir also zu dem Resultate, dass bei niederen Vertebraten — und dies gilt, wenngleich mit gewissen Einschränkungen, auch noch für die höheren Typen — beim Verdauungsprocess active, d. h. mechanische Kräfte wirksam sind und diese erscheinen von um so höherer Bedeutung, als bei einem grossen Theil der Anamnia, wie z. B. bei allen Fischen und Dipnoërn **Drüsenbildungen** mit differenzirten (specifischen), d. h. von dem Darmepithel verschiedenen zelligen Elementen nicht oder doch nur in den ersten Spuren nachgewiesen sind. Amphioxus, Cyclostomen

und Dipnoër besitzen, abgesehen von der Leber, überhaupt keine Spur von Drüsen, ja selbst bei Amphibien erscheint eine strenge Differenzirung in obigem Sinne noch nicht durchgeführt. Ich will damit nicht behaupten, dass es sich bei diesen niederen Vertebraten um gar keinen Chemismus bei der Verdauung handle, denn jede einzelne Darmepithelzelle kann ja immerhin eine kleine Drüse darstellen, aber jedenfalls wird der Chemismus bei den höheren Typen, d. h. von den Reptilien an, mit dem Auftreten von hochdifferenzirten Drüsenorganen (Pepsin- und Lieberkühn'schen Drüsen) jenen, in mechanischem Sinn resorbirenden Kräften gegenüber stark in den Vordergrund treten.

Zum Schlusse sei noch auf die Faltenbildungen der Darm-Mucosa hingewiesen. Bei den niedersten Vertebraten (Cyclostomen) (vergl. die schon besprochene Spiralfalte) nur in der Längsrichtung angeordnet, treten sie von den Selachiern an auch schon in querer Anordnung auf, so dass Kryptenbildungen entstehen, welche eine lang gestreckte oder eine mehr in die Tiefe gehende, blindsackartige Form besitzen können. Durch immer höhere Ausbildung, resp. durch ein immer weiter gehendes, schlauchförmiges Auswachsen der letzteren, bilden sich dann die früher schon erwähnten Magen- (Pepsin-) und Darm-(Lieberkühn'schen) Drüsen.

Unter denselben physiologischen, eine Vergrösserung der resorbirenden Fläche bezweckenden Gesichtspunkt fallen zottenartige Auswüchse der Mucosa (Villi intestinales) (Fig. 181 *A, Zo, Zo*). Sie sind durch manche Uebergangsformen aus gewöhnlichen Falten hervorgegangen zu denken und treten in scharfer papillöser Ausprägung erst von den Sauropsiden an auf, um dann schliesslich in der Reihe der Säugethiere ihre grösste Ausbildung zu erfahren.

Anhangsorgane des Darmcanales.

Leber.

Die der Leibesform sich stets genau anpassende und den Tractus intestinalis namentlich von der Ventralseite her mehr oder weniger weit überlagernde Leber kommt jedem Wirbelthier (Amphioxus?) zu. Sie ist durch eine Bauchfellduplicatur an der Körperwand befestigt und zeigt zahllose Variationen nach Zahl und Lappen. Gleichwohl lässt sich eine zweilappige Grundform (Cyclostomen) feststellen, auf die das Organ aller Vertebraten genetisch zurückzuführen ist. Stets nimmt es seine Entstehung vom Anfange des Mitteldarmes aus und bildet sich zu einem grossen, blutreichen, drüsigen, gallebereitenden Apparate aus, welcher durch einen oder mehrere Ausführungsgänge (Ductus choledochus s. ductus hepatoentericus) mit dem Darmlumen in Verbindung steht.

Eine Gallenblase (Vesica fellea) kann vorhanden sein oder fehlen und ist dann im ersteren Falle durch einen Ductus cysticus mit dem, den allergrössten Variationen unterliegenden Gallenausführungssystem verbunden.

Fig. 182.

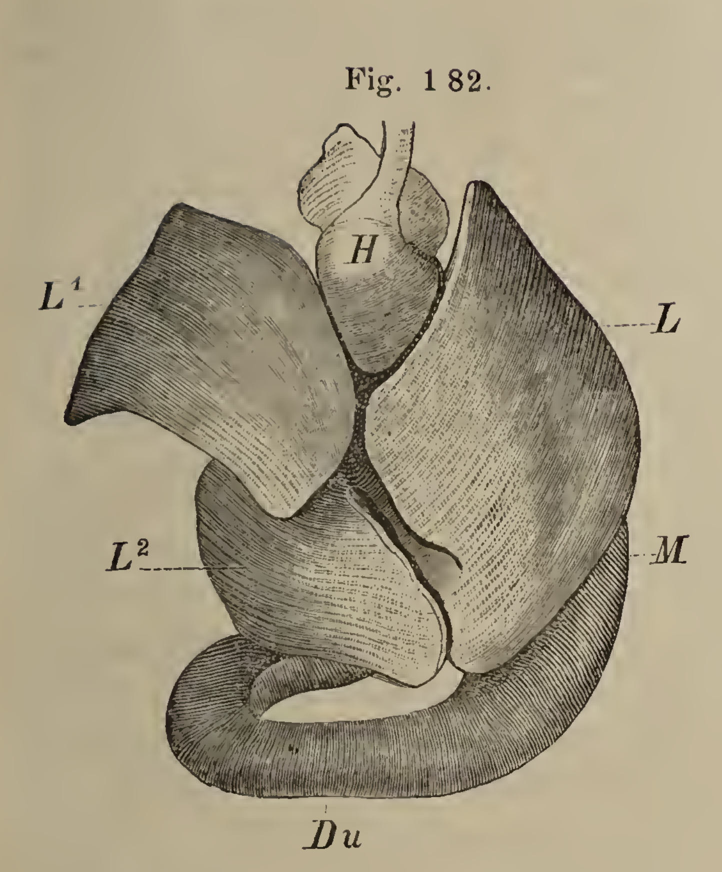


Fig. 183.

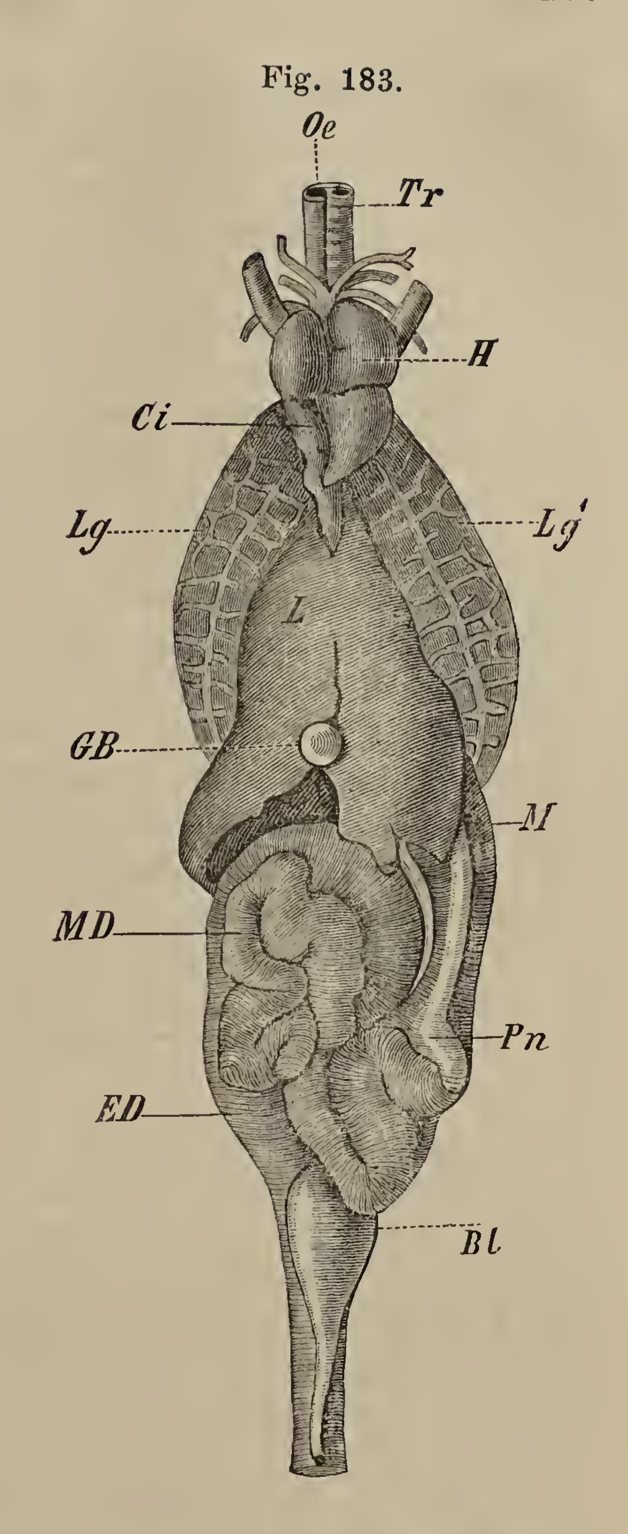


Fig. 182. Leber von Rana esculenta, von der Ventralseite gesehen.

L, L^1, L^2 Die verschiedenen Leberlappen, *M* Magen, *D* Duodenum, *H* Herz.

Fig. 183. Situs viscerum von Lacerta agilis.

Oe Oesophagus, *M* Magen, *P* Pylorusgegend, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L* Leber, *GB* Gallenblase, *Pn* Pankreas, *Bl* Harnblase, *Lg* Lg^1 die beiden Lungen mit ihrem Gefässnetz, *H* Herz, *Ci* Vena cava inferior, *Tr* Trachea.

Die Leber der Anamnia (Ganoiden und Ichthyoden z. B.) ist in der Regel relativ voluminöser als diejenige der Amnioten. Carnivore (Fett geniessende) Thiere besitzen in der Regel eine grössere Leber, als herbivore.

Bauchspeicheldrüse.

Auch dieses Organ nimmt, wie früher schon angedeutet, seinen Ursprung vom Anfangsstücke des Mitteldarmes, liegt also in nachbarlichen Beziehungen zur Leber. Der Ausgangspunkt vom Darm entspricht der Einmündung des späteren, das ganze Organ durchziehenden Ductus Wirsungianus.

Mit Ausnahme weniger Fische und Ichthyoden kommt sämmtlichen Wirbelthieren eine Bauchspeicheldrüse zu. Nach Form und Grösse vielen Schwankungen unterliegend, stellt sie bald ein ein-

faches, bandförmiges oder ein mehr oder weniger gelapptes Organ dar. Häufig verbindet sich der Ausführungsgang mit demjenigen der Leber oder es existiren mehrfache, selbständige Ausführungsgänge in den Mitteldarm.

Litteratur: R. Hensel, *Ueber Homologieen und Varianten in den Zahnformen einiger Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.* O. Hertwig, *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1874.* Ch. Tomes, *Die Anatomie der Zähne des Menschen und der Wirbelthiere. In's Deutsche übers. v. L. Holländer. Berlin, 1877.* F. Leydig, *Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.* P. Reichel, *Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. VIII, 1882.* Ch. S. Minot, *Studies on the tongue. Anniversary memoirs of the Boston Society of natural history. Boston 1880.* Ludwig Ferdinand, *königl. Prinz v. Bayern, Zur Anatomie der Zunge. Eine vergleichend-anatomische Studie. München 1884 und Ueber Endorgane der sensiblen Nerven in der Zunge der Spechte. Sitzungsberichte d. k. bayr. Acad. d. Wiss. 1884. Heft I.* G. Born, *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.* A. Dohrn, *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitthl. aus d. zool. Station zu Neapel. Bd. V. I. Heft.* L. Stieda, *Unters. über die Glandula thymus, thyreoidea und carotica. Leipzig, 1881.* H. Watney, *The minute anatomy of the Thymus. Philos. Trans. Royal Soc. P. III. 1882.* A. Wölfler, *Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Berlin 1880.* L. Edinger, *Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.* H. Rathke, *Zur Anatomie der Fische (zwei Aufsätze). Arch. f. Anat. und Physiol. 1837.* G. Cattaneo, *Istologia e sviluppo dell' apparato gastrico degli uccelli. Milano 1884.* H. Gadow, *Versuch einer vergl. Anatomie des Verdauungssystemes der Vögel. Jenaische Zeitschr. Bd. XIII. N. F. VI.* R. Wiedersheim, *Die feineren Strukturverhältnisse der Drüsen im Muskelmagen der Vögel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.* Derselbe, *Ueber die mechan. Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. Freiburger Festschrift zur 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte 1883.*

G. Athmungsorgane.

Die Athmungsorgane sind in topographischer, wie in genetischer Beziehung auf's Engste an das Darmrohr geknüpft und zerfallen in **Kiemen** und **Lungen**. Erstere, als die phyletisch älteren Organe, sind auf die Wasserathmung berechnet und liegen im Bereich des primären Munddarmes resp. der Visceral- oder Kiemenbogen, letztere stellen paarige, sackförmige Ausstülpungen des Vorderdarmes dar und kommen in den Leibesraum zu liegen.

Beide Apparate können sich bei einem und demselben Thiere

neben einander entwickeln, allein es tritt, abgesehen von seltenen Ausnahmen (Dipnoër und vielleicht auch Siren unter den Ichthyoden), immer nur einer davon in Funktion, so dass sie sich also in physiologischer Beziehung gegenseitig geradezu ausschliessen. Das Ausschlaggebende hierbei sind die Circulationsverhältnisse, indem nur dort eine Respiration denkbar ist, wo venöse, d. h. mit Kohlensäure geladene Blutbahnen mit dem umgebenden Medium der Art in Contact treten, dass jenes Gas abgegeben und dafür ein anderes, nemlich Sauerstoff, aufgenommen und mittelst eines arteriellen Blutstromes dem Körper zugeführt werden kann.

So lange diese Bedingungen für eine Oxydation des Blutes nicht erfüllt sind, so lange kann man auch nicht von einem Athmungsorgane reden. Ich habe dabei die sogenannte **Schwimmblase** der Fische im Auge, welche zwar genau nach dem Modus einer Lunge, d. h. als Ausstülpung aus dem Vorderdarm, entsteht, zu keiner Lebensperiode jedoch jene Kreislaufsverhältnisse aufweist. Sie erhält vielmehr stets nur arterielles Blut aus der Aorta und gibt venöses Blut wieder ab; folglich ist sie nur in morphologischem, nicht aber in physiologischem Sinne eine Lunge.

I. Kiemen.

Sie stellen, wie schon zu wiederholten Malen hervorgehoben worden ist, eine Reihe hinter einander liegender, bilateral angeordneter Ausstülpungen des primitiven Vorderdarmes vor, welche im Laufe der Entwicklung durch die äussere Haut durchbrechen. So ist ein Durchgangsweg für das durch den Mund einströmende Wasser geschaffen und um den an dasselbe gebundenen Sauerstoff in möglichst ausgiebiger Weise zu absorbiren, macht sich im Bereich jener Oeffnungen das Bestreben geltend, blätterige oder fadenartige, reich vascularisirte Fortsätze, d. h. Kiemen, zu entwickeln. Jene zerfallen, je nach ihrer Lage, in innere und äussere.

Während nun die Fische zeitlebens funktionirende Kiemen besitzen, gilt dies nur für einen kleinen Theil der Amphibien, nemlich für die Ichthyoden, alle übrigen durchlaufen nur in ihrer Jugend ein Kiemenstadium und werden später lungenathmend, so dass man aus dem Studium dieser einen Thiergruppe ein vortreffliches Bild der phyletischen Entwicklung gewinnt, welche sämmtliche höhere Vertebraten einst durchlaufen haben müssen.

Der beste Beweis hiefür, sowie für die tief eingreifende Bedeutung des Kiemenapparates für den thierischen Organismus im Allgemeinen liegt in dem Auftreten von Kiemenspalten und Kiemenbogen durch die ganze Reihe der Amnioten hindurch, bis zum Menschen hinauf, also bei Formen, wo es sich nie mehr um eine respiratorische Funktion des Apparates handelt. Gleichwohl also repetiren sie sich hier noch in der Ontogenese, gehen aber später einen, zur Anatomie des Gehörorganes in Beziehung ste-

henden, Funktionswechsel ein, worauf ich schon früher bei der Besprechung des Kopfskeletes und des Gehörorganes hingewiesen habe (vergl. pag. 162).

Fische. Die zahlreichen (80—100 und mehr), von elastischen Stäben gestützten Kiemenspalten des Amphioxus erstrecken sich fast bis zur Mitte des Körpers nach rückwärts. Sie münden anfangs frei nach aussen, werden aber in einer späteren Periode der Entwicklung von zwei seitlichen Hautfalten überwachsen.

Von dem so gebildeten Peribranchialraum wird das ausgeathmete Wasser weiter nach hinten geführt und aus einer hinter der Körpermitte gelegenen Oeffnung, dem sogen. Porus abdominalis, entleert (Fig. 184 *c*).

Diese, auf uralte Verhältnisse zurückweisende, auf einen sehr grossen Abschnitt des Körpers sich erstreckende Ausdehnung des Kiemenapparates erfährt schon bei den Cyclostomen eine bedeutende Einschränkung.

Wir haben zunächst den Ammocoetes in's Auge zu fassen.

Hier liegt der Oesophagus in direkter Rückwärtsverlängerung der Kiemenhöhle (Fig. 185 *A*) und am Eingang zur letzteren befindet sich eine musculöse Schleimhautfalte (Fig. 186 *V*), das sogenannte Velum oder Mundsegel. Die bei Ammocoetes vorhandenen sieben [1]), mit blattartigen Schleimhautfältchen besetzten Kiemenlöcher persistiren auch bei Petromyzon, allein hier wird der Kiemenkorb nach hinten blindsackartig abgeschlossen, während das Darmrohr, mit der Herausbildung eines Saugmaules, nach vorne auswächst. In Folge dessen geräth man vom Munddarm aus in zwei Canäle, einen ventral liegenden Kiemensack und einen dorsal liegenden Oesophagus (Fig. 185 *B*).

Fig. 184. Amphioxus lanceolatus, $2\frac{1}{2}$ mal vergrössert. Aus Gegenbaur, nach Quatrefages.

a Mundöffnung von Cirrhen umgeben, *b* Afteröffnung, *c* Abdominalporus, *d* Kiemensack, *e* magenartiger Abschnitt des Darmes, *f* Blindsack, *g* Enddarm, *h* Allgemeine Leibeshöhle, *i* Chorda dorsalis, darunter die Aorta, *k* Aortenbogen, *l* Aortenherz, *m* Anschwellung der Kiemenarterien, *n* Hohlvenenherz, *o* Pfortaderherz.

1) Bei Ammocoetes legen sich ursprünglich acht Kiemenspalten an, allein das erste Paar, woraus bei höheren Fischen das Spritzloch wird, geht später spurlos zu Grunde.

Während nun bei Petromyzonten die einzelnen Kiemengänge frei nach aussen münden, ist dies bei Myxine nicht der Fall; hier ist vielmehr insofern eine Modification jenes ursprünglicheren Verhaltens eingetreten, als die äusseren Kiemengänge zu langen Röhren ausgewachsen sind, welche jederseits zu einem gemeinsamen, langen Gange zusammenfliessen. Dieser mündet weit hinten vom Kiemenapparat an der Bauchseite des Thieres aus.

Von den Selachiern an treten die Kiemen in engere Beziehungen zu den Visceralbogen, d. h. sie sitzen ihrer convexen Seite in Gestalt von dicht gedrängten, kammartig angeordneten Blättern unmittelbar auf (Fig. 187).

Dabei sind sie auf beiden Seiten der, die einzelnen Kiementaschen von einander trennenden Septa festgewachsen, so dass also jedes Septum sowohl an seiner vorderen, als an seiner hinteren Fläche Kiemenblättchen trägt.

Fig. 185.

A

B

Fig. 186.

Ep Jnf HH ML Ch R b o c * a N V P K K K Th

Fig. 185. Längsschnitt durch den Kopf von Ammocoetes (*A*) und Petromyzon (*B*). Schema.

Fig. 186. Längsschnitt durch den Köpf von Ammocoetes.

V Velum, *P* Papillen der Schleimhaut, *K K K* die drei vordersten Kiemen, *Th* Gl. thyreoidea (Hypobranchialrinne), *N* Nasensack, * Eingang in den Bulbus olfactorius von der Höhle (*a*) des Vorderhirns aus, *Ep* Epiphyse, *Jnf* Infundibulum, *HH* Hinterhirn, *ML* Medulla oblongata, *b*, *c* Höhlen dieser Hirntheile, *o* Subduralraum, *Ch* Chorda dorsalis, *R* Rückenmark.

Während nun die in der Regel in der Fünfzahl (auch 6—7 kommen vor) vorhandenen Kiementaschen der Selachier sowohl nach der Rachenhöhle als nach der freien Hautfläche mit getrennten Oeffnungen münden, handelt es sich von den Ganoiden an um keine abgekammerten Kiementaschen mehr. Man geräth also durch die inneren (pharyngealen) Kiemenspalten, nach aussen vordringend, jenseits der Kiemenblättchen in eine gemeinsame Branchialhöhle, welche von dem Kiemendeckel und von der Branchiostegalmembran (vergl. das Kopfskelet) der Art überlagert wird, dass nur eine einzige Ausgangsöffnung für die Kiemenhöhle übrig bleibt (Fig. 188).

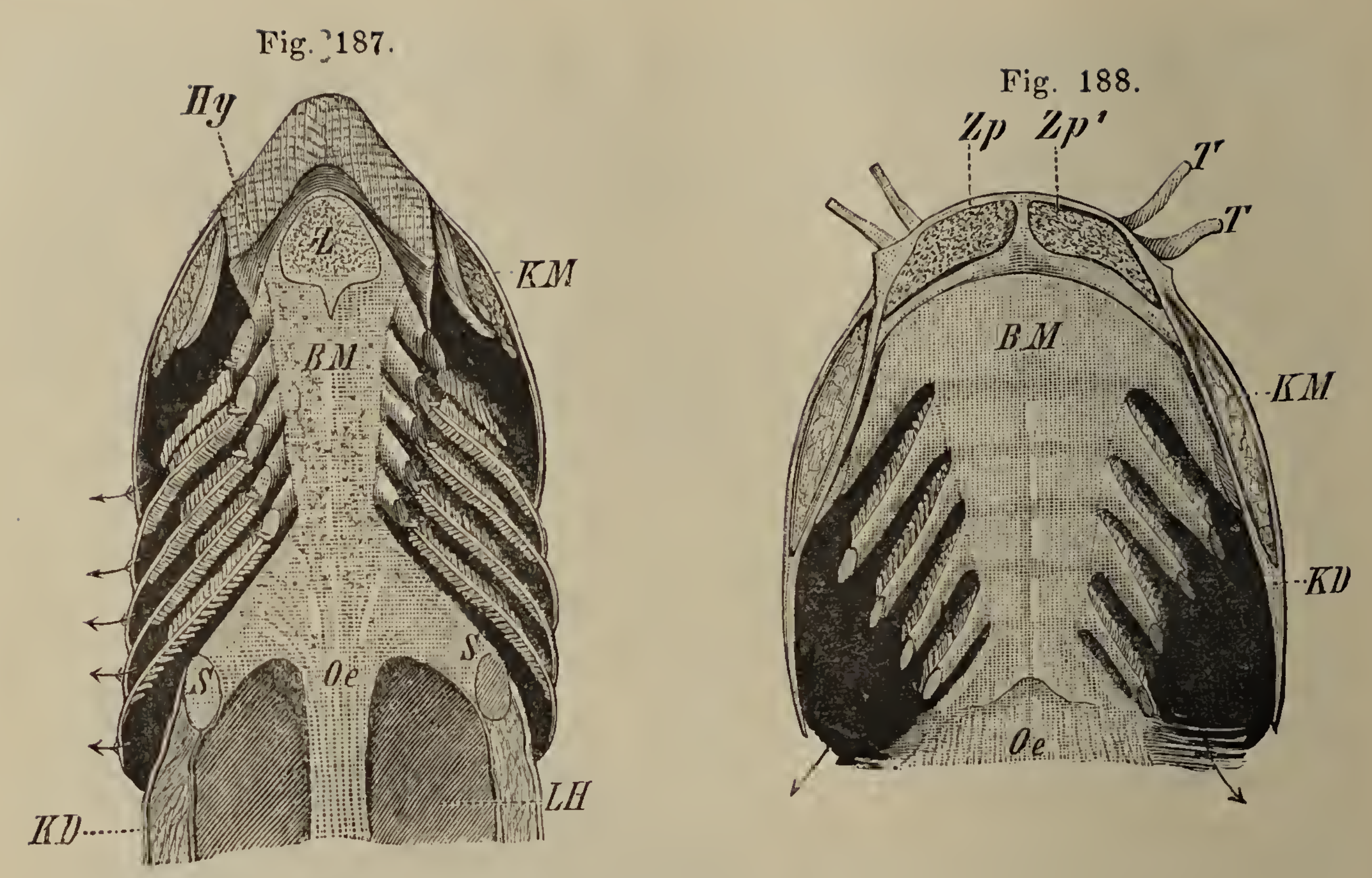


Fig. 187. Flächenschnitt durch einen Selachierkopf, halbschematisch. Man sieht auf den Boden der Mundhöhle.

KM Kiefermuskulatur, *Z* Zunge, *Hy* Hyoidbogen, durchschnitten; dahinter liegen fünf durchschnittene, ächte Kiemenbogen. *BM* Mundschleimhaut, *Oe* Oesophagus, *S S* Schultergürtel durchschnitten, *LH* Leibeshöhle. Die Pfeile bedeuten die Ausmündungen der fünf Kiementaschen.

Fig. 188. Flächenschnitt durch den Kopf von Silurus glanis, halbschematisch.

T T Tentakel, *Zp Zp*[1] Zahnplatten des Unterkiefers, *BM* Mucosa oris, *Oe* Oesophagus, *KM* Kiefermuskulatur, *KD* Kiemendeckel, hinter welchem (bei dem Pfeil) der gemeinsame Kiemenraum ausmündet.

In der Regel besitzen die Teleostier[1]) nur vier kiementragende Visceralbogen und dasselbe gilt für alle Ganoiden. Dass aber alle diese Fische so gut wie die Selachier in früheren Perioden einen reicheren Kiemenapparat besessen haben müssen, beweist die im Bereich des Hyoids resp. des Spritzloches noch auftretende, rudimentäre Pseudobranchie oder Spritzlochkieme.

Bei manchen Teleostiern entwickeln sich im Bereich der Kiemenhöhle gewisse auf das Zurückhalten von Wasser berechnete, aus Umbildungen des Visceralskeletes hervorgehende Apparate. Mit Hilfe derselben vermögen die betreffenden Thiere mehr oder weniger lange Zeit ausserhalb des Wassers zuzubringen und so gewissermassen ein amphibienartiges Dasein zu führen (Labyrinthobranchia, Saccobranchus, Heterobranchus etc.).

Sämmtliche über den Cyclostomen stehende Fische athmen, indem sie Wasser in die Mundhöhle einschlucken und durch Ver-

---

1) Bei Teleostiern kommt zuweilen eine Reduction auf drei, ja sogar auf zwei vor.

engerung der letzteren durch die Kiemen wieder ausstossen. Dabei heben und senken sich die Kiemenbogen, entfernen sich bei der Inspiration von einander und nähern sich bei der Exspiration.

Dipnoër. Sie sind, wie der Name besagt, je nach dem umgebenden Medium, bald Kiemen- bald Lungenathmer. Was den Kiemenapparat betrifft, so erregt er deswegen unsere ganz besondere Aufmerksamkeit, weil bei Protopterus (Fig. 52 *K*) neben den auf den Visceralbogen sitzenden inneren Kiemen, auch noch äussere vorkommen. Diese liegen zu Dreien an der hinteren, oberen Grenze des Schulterbogens, wo sie durch Bindegewebe und Gefässe, welche sie aus dem III. und IV. Aortenbogen erhalten, befestigt sind. Auch bei Selachiern, Polypterus und Cobitis werden in den Jugendstadien äussere, auf eine Dotterresorption, also auf eine nutritive Thätigkeit berechnete Kiemenfäden angetroffen.

Aehnlich, wie bei Ganoiden und Teleostiern findet sich auch bei Dipnoërn nur eine einzige, von einem (allerdings rudimentären) Kiemendeckel überlagerte, äussere Oeffnung.

Amphibien. Bei allen Urodelenlarven, sowie bei den Ichthyoden handelt es sich um drei übereinander liegende, von oben nach unten an Grösse abnehmende, frei über die äussere Haut hervorragende bindegewebige, durch keinen Knorpel gestützte Kiemenbüschel. Sie liegen an der seitlichen Halsgegend und sind an ihren Rändern blätterartig gelappt, quastenartig, mit Fransen versehen, oder auch fein baumartig verzweigt, zeigen also die mannigfachsten, auf eine Vergrösserung der Respirationsfläche berechneten Einrichtungen.

Sie stehen wie bei Fischen unter der Herrschaft einer complicirten Muskulatur und sind, im Interesse der stetigen Erneuerung des umgebenden Mediums, mit Flimmerepithel überzogen.

Beim Axolotl und den Salamandridenlarven existiren vier, bei Menobranchus und Proteus nur zwei innere, die Schlundwand durchbohrende Kiemenspalten. Jene zeigen also das primitivere, diese dagegen ein reducirteres Verhalten. An der äusseren Haut ist stets nur eine einzige, von einer, wie ein Kiemendeckel angeordneten, Hautfalte überlagerte Oeffnung vorhanden.

Bei Derotremen schwinden die Kiemen vollständig, es erhält sich aber ein zwischen dem III. und IV. Branchialbogen liegendes Kiemenloch.

Die bei Anuren anfangs vorhandenen äusseren Kiemen schwinden schon nach kurzem Bestand und machen inneren Platz. Dabei rückt die äussere Respirationsöffnung immer weiter ventralwärts, um hier, sei es in der Medianlinie, oder seitlich davon, mit derjenigen der andern Seite zu confluiren.

Bei Notodelphys kommt es zur Entwicklung von glockenförmigen, bei Gymnophionenlarven zu unregelmässig sackförmigen,

von einem respiratorischen Gefäss-Netz überzogenen Blasen, ja bei gewissen Batrachiern kann selbst der der Eihaut anliegende, breite und reich vascularisirte Ruderschwanz als Athmungsorgan der Larve fungiren.

So kämen wir zu dem Resultate, dass sich die Kiemen sämmtlicher Wirbelthiere in vier Abtheilungen bringen lassen, die unter sich keine direkten Beziehungen aufweisen. Die erste ist durch den Amphioxus, die zweite durch die Cyclostomen, die dritte durch die übrigen Fische und die vierte endlich durch die Amphibien dargestellt.

II. Schwimmblase und Lungen.

1) Die Schwimmblase.

Beide verfolgen, wie oben schon erwähnt, denselben Entwicklungsplan und weichen morphologisch nur insofern von einander ab, als die Lungen ausnahmslos aus der ventralen Seite des primären Vorderdarmes hervorwachsen, während dies bei der Schwimmblase nur ausnahmsweise der Fall ist (Polypterus, Erythrinen). In der Regel geschieht dies von der dorsalen Seite des Vorderdarmes und zwar von irgend einer Stelle derselben, d. h. bald weiter vorne, bald weiter hinten. Der Verbindungsgang (Ductus pneumaticus) kann, wie z. B. bei allen Ganoiden und vielen Teleostiern (Physostomen), zeitlebens offen bleiben, oder kann er, wie bei andern Teleostiern (Physoklisten), später obliteriren und zu einem bindegewebigen, soliden Strang degeneriren. Im letzteren Fall kann es sich selbstverständlich um keine von aussen eindringende Luft handeln und man hat an eine, von der Schwimmblasenwand selbst ausgehende Gasausscheidung zu denken.

Stets liegt die Schwimmblase retroperitoneal, dorsalwärts im Leibesraum zwischen Wirbelsäule (resp. Aorta und Urogenitalapparat) und Darmcanal. Sie stellt einen, häufig der ganzen Leibeshöhle an Länge gleichkommenden, unpaaren oder paarigen, mit bindegewebigen, elastischen und musculösen Wänden versehenen Sack dar.

Beide Hälften können symmetrisch oder asymmetrisch entwickelt sein und wieder in andern Fällen (gewisse Teleostier) zerfällt das unpaare Organ durch Einschnürungen in mehrere hinter einander liegende Abtheilungen; endlich kann es da und dort zu blinddarmähnlichen, mehr oder weniger zahlreichen Aussackungen kommen.

Was die Innenfläche betrifft, so ist sie entweder glatt, oder durch ein einspringendes, gröberes oder feineres Balkensystem maschig, schwammartig. Man wird dadurch unwillkürlich schon an die Lunge der Dipnoër und Amphibien erinnert.

Ueber die da und dort existirenden Beziehungen zwischen der

Schwimmblase und dem Gehörorgan habe ich schon früher aufmerksam gemacht (vergl. pag. 170).

2) Die Lungen.

Indem die primitiven, in ihrer Entwicklung wie eine baumartig verästelte Drüse sich verhaltenden Lungensäcke mehr und mehr auswachsen, wird ihr Verbindungsstück mit dem Vorderdarm zu einer Röhre, der sogen. **Luftröhre (Trachea)** ausgezogen und letztere theilt sich gegen jede Lunge herein in zwei weitere Röhren, die sogen. **Bronchien** (Fig. 189 *S* S^1, *t*, *b*). Diese wachsen weiter

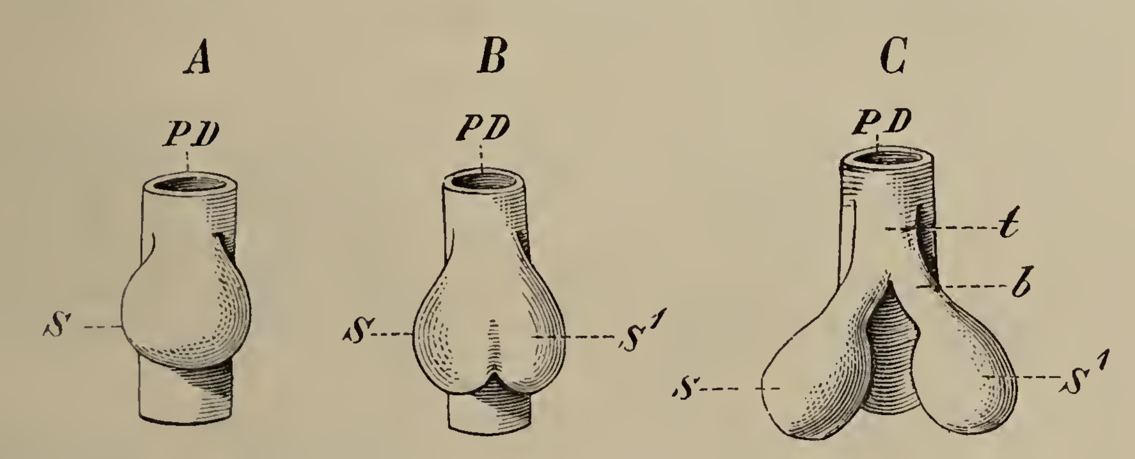


Fig. 189 *A*, *B*, *C*. Schematische Darstellung der Lungenentwicklung.
PD Primitives Darmrohr, *S* S^1 das anfangs unpaare, später aber paarig werdende Lungensäckchen, *t* Trachea, *b* Bronchus.

und weiter aus, verästeln sich immer feiner und endigen schliesslich in kleinen, von Blutcapillaren umschlossenen Bläschen (Infundibula und Alveolen), durch deren dünne Wände hindurch der Gasaustausch, d. h. der Athmungsprocess, stattfindet.

Nachdem sich dann im Laufe der weiteren Entwicklung in der Wand dieses Röhrensystemes ringförmige Stützknorpel entwickeln, differenziren sich die obersten davon, d. h. die am Trachealeingange liegenden, welche zugleich die phyletisch ältesten Knorpelgebilde des ganzen Apparates sind, zu einem besonderen, dem Muskeleinfluss unterworfenen und der Stimmbildung vorstehenden Apparate, dem **Kehlkopf** oder **Larynx.**

Trachea, Bronchien und Larynx stellen somit eine Art von hohler Skeletsubstanz des ganzen Organes dar und da wir sie als secundäre Bildungen erkannt haben, werden wir sie auch erst bei höheren Typen in voller Ausbildung erwarten dürfen.

Luftwege.

Amphibien. Die soeben ausgesprochene Erwartung bestätigt sich nun auch bei den meisten Amphibien. Während sich bei Dipnoërn (Protopterus) am Kehlkopfeingange noch gar keine knorpeligen Elemente finden, treten dieselben bei sämmtlichen Urodelen schon in den ersten schwachen Spuren auf und zugleich er-

scheint auch ein Erweiterer und Verengerer des Kehlkopfeinganges, also ein Musculus dilatator und constrictor.

Während man nun bei Dipnoërn, Salamandriden und Anuren vom Kehlkopfe aus nur in einen ganz kurzen, jeglicher Knorpelelemente entbehrenden und vor den Lungen liegenden Raum geräth, welcher noch kaum den Namen einer Trachea beanspruchen kann, tritt eine solche in der Länge von 4—5 und mehr Centimetern bei Siren, Amphiuma und den Gymnophionen auf. Ihre Wand wird hier bis in die Lungen resp. Bronchien hinab durch kleine, unregelmässige, häufig bandartig zusammenfliessende Knorpelsplitterchen ausgespannt erhalten, allein erst bei Gymnophionen beginnen diese eine Halbringform anzunehmen und die Luftröhre mehr oder weniger vollständig zu umgreifen.

Bei Anuren macht sich nun insofern ein bedeutender Fortschritt bemerklich, als es hier schon zu einem hoch differenzirten, unter der Herrschaft einer stark und reich entwickelten Muskulatur stehenden Kehlkopfes kommt, der mittelst schwingender Bänder einer lauten, durch die vom Boden der Mundhöhle sich ausstülpenden Schallblasen noch unterstützten Stimmentfaltung fähig ist.

Bei Rana esculenta unterscheidet man an dem zwischen den hinteren Zungenbeinhörnern, wie in einer Gabel liegenden Kehlkopfgerüste einen rechts und links vom Eingang liegenden, gleichsam aus zwei Schalenhälften gebildeten (Fig. 190 *Ca*), sowie einen un-

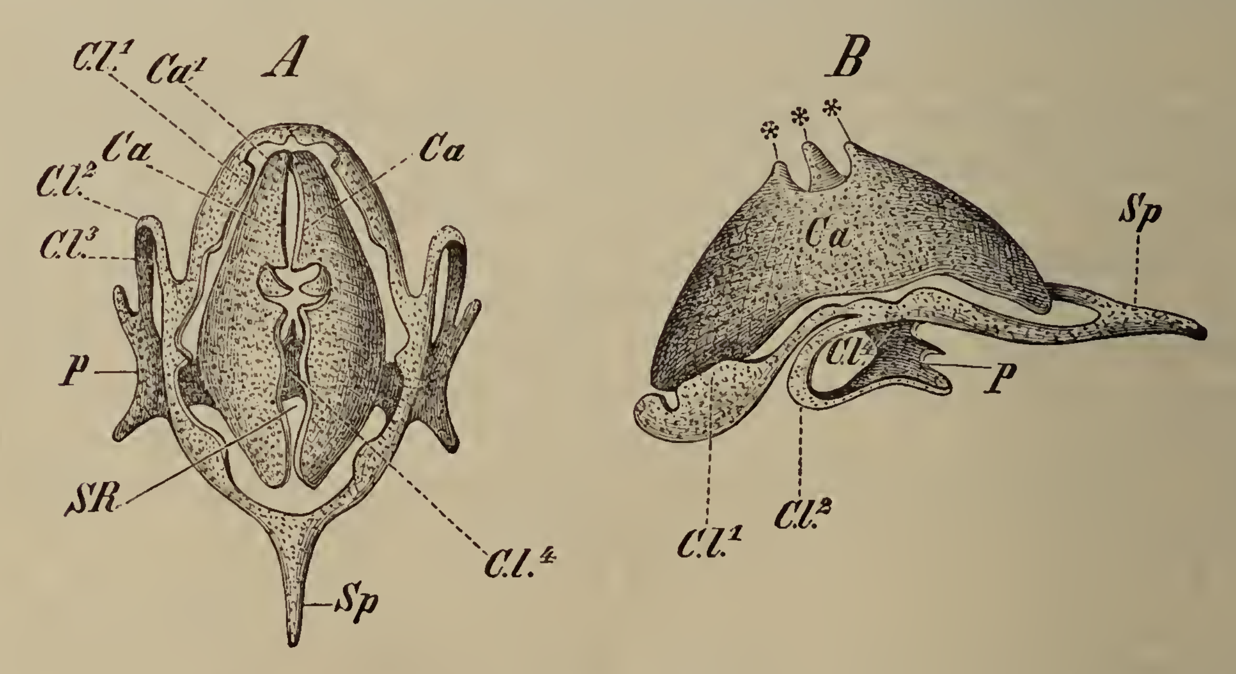


Fig. 190. Knorpeliges Kehlkopfgerüste von Rana esculenta. *A* von oben, *B* von der Seite gesehen. *Ca Ca* Cartilago arytaenoida, *Cl.*, *Cl.* 1—*Cl.* 4 Cartilago cricoidea. *Sp* Spiessartiger Fortsatz der letzteren. *P* Plattenartige Ausbreitung des ventralen Theiles der Cartilago cricoidea. *SR* Stimmritze. * * * Drei zahnartige Protuberanzen an den Ary-Knorpeln.

paaren, ringförmigen, mit spangenartigen Fortsätzen je eine Lungenwurzel umgreifenden Knorpel (Fig. 190 Cl^1 — Cl^4). Jener entspricht dem Stell- oder Giessbeckenknorpel (Cartilago arytaenoidea, dieser dem Ringknorpel (Cartilago cricoidea) der

höheren Wirbelthiere. Beide sind durch straffes Bindegewebe mit einander verlöthet und der erstere trägt an seiner medialen, concaven Fläche die oben genannten starken, schwingungsfähigen Stimmbänder.

Reptilien. Auch hier handelt es sich im Wesentlichen um die uns von den Anuren her bereits bekannten zwei Kehlkopfknorpel, nemlich um die paarige, unter dem Muskeleinfluss stehende Cartilago arytaenoidea und um die ringförmige Cartilago cricoidea (Fig. 191 *Ar, Cc*).

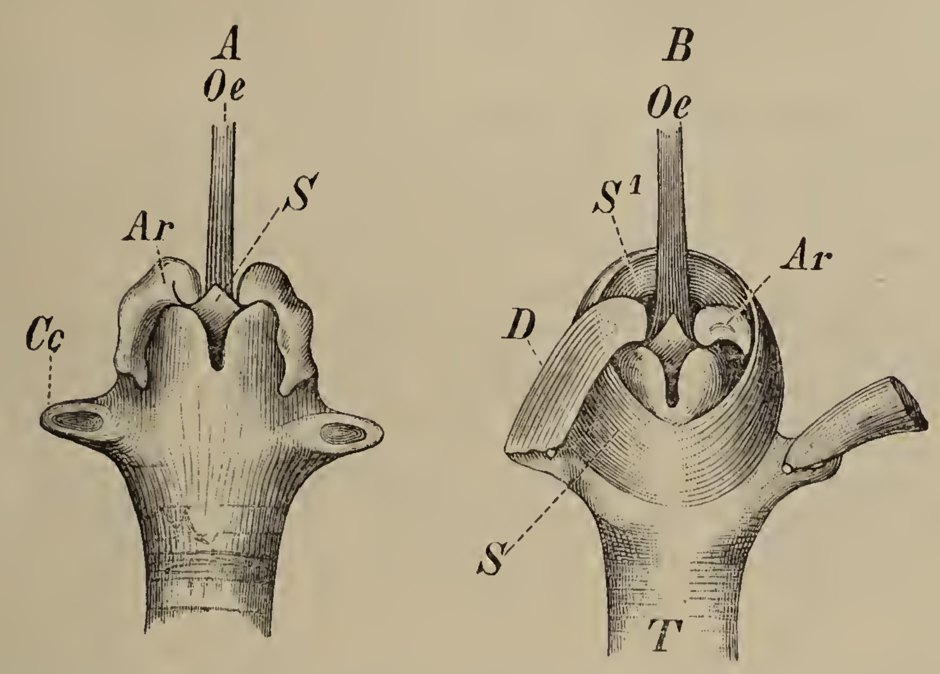


Fig. 191. Kehlkopf von Phyllodactylus europaeus.
A Kehlkopfgerüste. **B** Muskulatur des Kehlkopfes. *Ar* Cartil. arytaenoidea, *Cc* Cartil. cricoidea, *S* S^1 Sphincter, *D* Dilatator, *T* Trachea, *Oe* *Os* entoglossum.

So macht sich also hierin noch kein bedeutender Fortschritt, ja im Gegentheil, was die Muskulatur betrifft, eher ein Rückschritt bemerklich. Im Gegensatz nemlich zu den zahlreichen Dilatatoren und Constrictoren des Froschkehlkopfes begegnet man bei den Reptilien in der Regel je nur einem einzigen Erweiterer und Verengerer (Fig. 191 *D, S,* S^1).

Auf Eines muss aber ausdrücklich hingewiesen werden, und dies sind die nahen Lagebeziehungen, welche das Kehlkopfgerüste zum Zungenbeinapparate und speciell zur dorsalen Fläche des Zungenbeinkörpers gewinnt. In eine schalenartige Vertiefung desselben ist es z. B. bei Crocodiliern und Cheloniern fest eingelassen und Schritt für Schritt sieht man daraus die Cartilago thyreoidea, d. h. den Schildknorpel der Säugethiere, hervorgehen.

Eine ansehnliche, stets von knorpeligen Einlagerungen gestützte Trachea kommt sämmtlichen Reptilien zu, nicht überall aber schliessen die Knorpeltheile zu vollkommenen Ringen zusammen. Auch die Bronchialwände besitzen z. gr. Th. knorpelige Einlagerungen.

Vögel. Hier sind zwei Kehlköpfe zu unterscheiden, ein oberer und ein unterer. Ersterer liegt an der gewöhnlichen Stelle,

hinter der Zunge, am Boden der Rachenhöhle, und ist selbstverständlich demjenigen der übrigen Vertebraten homolog, aber keiner Laut-Erzeugung fähig. Dies beruht darauf, dass er, was seine skeletogene Grundlage, sowie seine Muskulatur anbelangt, offenbar in regressiver Metamorphose begriffen ist.

Von ungleich höherem Interesse ist der untere Kehlkopf, welcher gewöhnlich an der Uebergangsstelle der Trachea in die Bronchien, seltener am hinteren Ende der Trachea oder schon im Bereich der Bronchien, gelegen ist. Er fungirt als Stimmorgan und ist als eine, erst in der Reihe der Vögel gemachte Erwerbung aufzufassen.

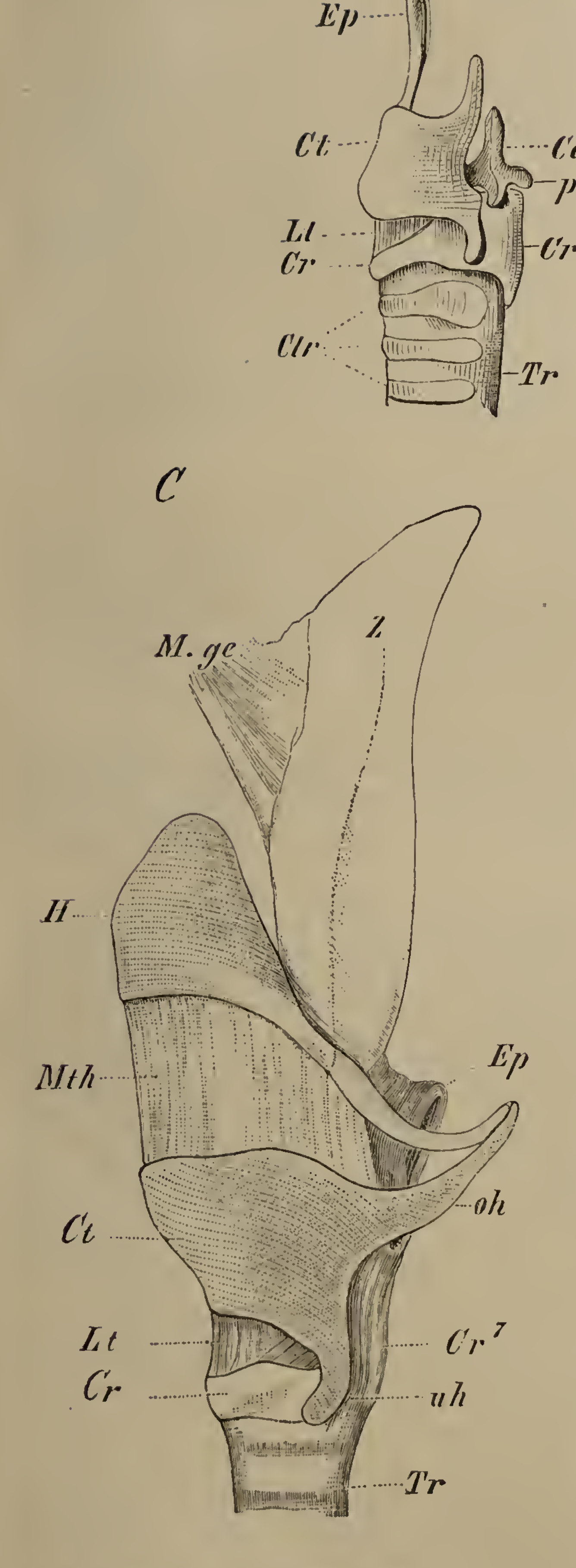
In dem oben zuerst namhaft gemachten, am häufigsten eintretenden Falle, d. h. bei einem Larynx broncho-trachealis, handelt es sich um eine bewegliche, unter der Herrschaft einer complicirten Muskulatur stehende Verbindung der obersten Bronchialringe und dadurch um Spannung resp. Entspannung von schwingungsfähigen Membranen (Membr. tympaniformis interna und externa). Auch das unterste, in ganz bestimmter Weise abgeänderte Ende der Trachea spielt dabei als sogenannte „Trommel“ eine grosse Rolle. Letztere erreicht bei Wasservögeln, wie z. B. bei männlichen Enten, eine ganz excessive Entwicklung und wird zu einer, als Resonanzapparat fungirenden Knochenblase.

Die Länge der Trachea wechselt bei Vögeln ausserordentlich und ihre Knorpelringe zeigen eine grosse Geneigtheit zu verkalken. In manchen Fällen, wie beim Schwan und Kranich, kommt sie z. Th. in die hohle Crista sterni, worin sie mehr oder weniger Windungen beschreibt, zu liegen, um dann wieder dicht neben ihrer Eintrittsstelle aus dem Sternum heraus- und in die Brusthöhle hinabzusteigen. Bei gewissen Vertretern der Familie der Sturnidae schiebt sie sich, zahlreiche Spiralwindungen beschreibend, zwischen Haut und Brustmuskeln hinein.

Säuger. Drei Punkte unterscheiden den Kehlkopf der Säuger von demjenigen aller übrigen Wirbelthiere: eine sehr reiche Differenzirung der Muskulatur, wobei die Constrictoren den Dilatatoren gegenüber an Zahl stets vorschlagen, das constante Auftreten eines Kehldeckels (Epiglottis) und eines eigentlichen Schildknorpels (Cartilago thyreoidea).

Der Kehldeckel dient als Schutzapparat für den Aditus ad laryngem und unterliegt zahlreichen Formschwankungen, sowie auch gelegentlichen Rückbildungen.

Der Schildknorpel, welcher, wie früher schon angedeutet, entwicklungsgeschichtlich höchstwahrscheinlich auf das Visceralskelet zurückzuführen ist, besitzt ursprünglich (Monotremen) eine paarige Anlage. Später, bei höheren Typen, bildet er eine, das übrige, uns



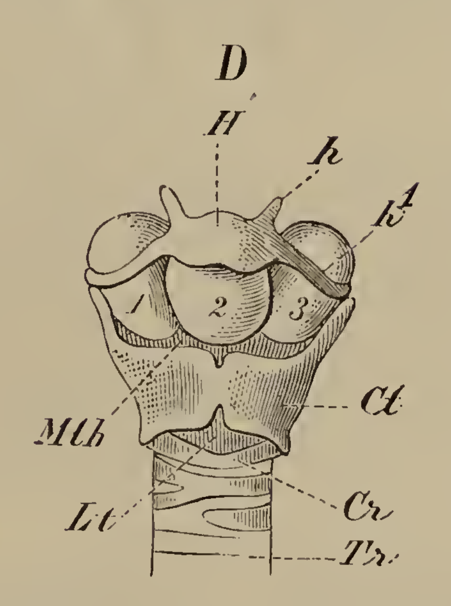


Fig. 192. Kehlköpfe von verschiedenen Säugethieren. **A** Kehlkopf vom Reh, von der linken Seite gesehen, **B** Längsschnitt durch den Kehlkopf des Fuchses, **C** Kehlkopf des Brüllaffen (Mycetes ursinus) von der linken Seite gesehen, **D** Kehlkopf von Simia troglodytes, von vorne gesehen (Ventralfläche).

Tr Trachea, *Ctr* knorpelige Trachealringe, *S* Schleimhaut der Trachea und der Zunge, *Cr* Vordere, *Cr*¹ Hintere, zur Platte erhobene Spange des Ringknorpels, *Ct Ct*¹ Cartilago thyreoidea, *oh*, *uh* Obere und untere Hörner derselben, *Ca* Cartilago arytaenoidea, *pm* Processus muscularis derselben, *Ep* Epiglottis, *H* Zungenbeinkörper, *h* kleine, *h*¹ grosse Zungenbeinhörner, *Lt* Ligamentum crico-thyreoideum, *Mth* Ligamentum thyreo-hyoideum, *M* Morgagnische Tasche, welche bei † eine starke Aussackung besitzt, 1, 2, 3 die drei Schallblasen von Simia troglodytes, *mu* Submucöses Gewebe mit Muskeln, *M.ge* Musc. genioglossus, *Z* Zunge.

schon von den Reptilien her bekannte, aus dem Ring- und den Aryknorpeln aufgebaute Kehlkopfgerüste von seiner Ventralseite her umhüllende Knorpelkapsel. Letztere dient dabei theils als Ur-

sprungs-, theils als Ansatzpunkt wichtiger, auf die Spannung der Stimmbänder berechneter Muskeln [1]).

Ueber den Stimmbändern, welche sich zwischen dem Schild- und den Giessbeckenknorpeln ausspannen, buchtet sich die Schleimhaut taschenartig zu den sogenannten Ventriculi Morgagni aus. Diese können bei Anthropoiden und auch bei gewissen andern Affen eine so beträchtliche Ausdehnung erfahren, dass sie als Schall- oder Resonanzblasen fungiren und theilweise in den zu einer grossen Knochenblase sich umwandelnden Zungenbeinkörper zu liegen kommen (Fig. 192 *D*, 1, 2, 3).

Die die Morgagnischen Taschen von oben her begrenzenden Schleimhautfalten werden als falsche Stimmbänder bezeichnet und kommen nicht allen Säugern zu.

Die Lungen im engeren Sinne.

Dipnoër. Während die Lungen von Ceratodus zu einem unpaaren, weiten Sack, ohne Spur eines trennenden Septums zusammenfliessen, gilt dies bei den übrigen Dipnoërn nur für den vordersten Abschnitt derselben; gleich dahinter bleiben sie von einander getrennt.

Nur an ihrer Ventralfläche vom Bauchfell überzogen, erstrecken sie sich durch die ganze Leibeshöhle und besitzen, ganz ähnlich, wie manche Schwimmblasen (Lepidosteus), eine zu Leisten und Netzen erhobene Mucosa.

Amphibien. Die Lungen von Menobranchus und Proteus stehen auf niedrigerer Entwicklungsstufe, als diejenigen der Dipnoër, insofern ihre Innenfläche absolut glatt ist, also eine viel geringere Oberflächenvergrösserung erkennen lässt. Es handelt sich um zwei schlanke, in ihrem Mittelstück eingeschnürte, ungleich lange Säcke, welche sich bei Proteus viel weiter nach hinten erstrecken, als bei Menobranchus. Solche Längenunterschiede finden sich auch bei andern Amphibien, wie bei Amphiuma, wo — und dies gilt auch für Siren lacertina — die beiden runden, cylindrischen Lungenschläuche dicht neben einander liegen und mit der Aorta enge verlöthet sind. Die Lungeninnenfläche ist hier zu einem, der Gefässvertheilung entsprechenden Netzwerk erhoben, welches übrigens bei Amphiuma und namentlich bei Menopoma eine ungleich feinere Maschenstructur zeigt, als bei Siren.

Bei Salamandrinen stellen die Lungen in der Regel gleichmässige, bis zum Ende des Magens reichende, cylindrische Schläuche mit einer mehr oder weniger glatten Innenfläche dar. Dieselbe Form besitzt auch die Gymnophionenlunge, allein nur die

---

1) Der Ringknorpel kann vorne offen oder rings geschlossen sein; seine hintere (dorsale) Partie erhebt sich häufig zu einer hohen Platte, auf der die Aryknorpel artikuliren (Fig. 192 *Cr*, *Cr*[1], *Ca*). Letztere wachsen oft an ihrem oberen Ende weit aus und schnüren sich wohl auch in eine Cartilago Santoriniana ab. Ein weiterer, discreter Knorpel (Cartilago Wrisbergiana) findet sich zuweilen in der Plica ary-epiglottica.

rechte kommt zu vollständiger Entwicklung und zeigt im Innern ein reiches Balkennetz; die linke ist nur einige Millimeter lang, ein Verhalten, das auch bei den Schlangen zu beobachten ist und das hier wie dort mit der lang gestreckten Leibesform zusammenhängt. (Vergl. die unten stehende Note).

Ganz symmetrisch gestaltet sind die weiten, zu elliptischen Blasen ausgedehnten Lungen der Anuren. Ihre, z. Th. mit Flimmerepithel überzogene Innenfläche erhebt sich zu einem sehr reichen respiratorischen Balkennetz und in den Wänden finden sich zahlreiche glatte Muskelfasern.

Reptilien. Hier, wie überall, richtet sich die Form der Lunge im Allgemeinen nach derjenigen des Körpers, ihre Architectur erreicht aber bei den höheren Typen, wie bei Cheloniern und Crocodiliern, eine viel feinere Ausbildung, als bei Amphibien. Diese findet ihren Ausdruck in einer ungemeinen Vergrösserung der Respirationsfläche und dem entsprechend haben wir es hier, abgesehen von der noch ein sehr primitives Verhalten zeigenden, dünnwandigen Lacertilierlunge, nicht mehr mit einem weiten, centralen Hohlraum zu schaffen, sondern finden das Organ von einem fein verästelten Bronchialsystem durchwachsen, so dass ein röhriges und maschiges, badeschwammartiges Gefüge entsteht [1]). Somit sehen wir auch hier wieder das biogenetische Grundgesetz zum vollsten Ausdruck kommen.

Ein sehr eigenthümliches Verhalten zeigt die Lunge von Chamaeleo. Sie ist im Innern durch einige Septa in drei Räume abgekammert, wovon sich jeder in den zuführenden Bronchus öffnet. Nach hinten zu wird das Lumen wieder einheitlich und zugleich stülpt sich der hintere sowie der grösste Theil des ventralen Lungenrandes in längere und kürzere, z. Th. bis zur Beckengegend reichende, dünnwandige Fortsätze aus, welche eine faden-, spindel-, keulen- oder auch lappenförmige Configuration besitzen. Dadurch scheinen Verhältnisse angebahnt, welche wir in der Architektur der Vogellunge zur höchsten Entwicklung kommen sehen.

Anknüpfend an das oben erwähnte, vom Bronchus ausgehende, das ganze Innere durchwachsende und — wie ich jetzt noch hinzufügen kann — mit blindsackartigen Bildungen abschliessende Röhrensystem der Crocodilierlunge, lässt sich der Satz aussprechen, dass der demselben zu Grunde liegende, auf den Verhältnissen der Lungengefässe, wie vor Allem der Arteria pulmonalis basirende Bauplan in der Lunge aller höheren Wirbelthiere wieder zum Ausdruck kommt.

Stets handelt es sich um eine, fast geradlinige Fortsetzung

---

1) Die Mitte hält die Ophidierlunge, insofern sich hier trotz des von der Peripherie einspringenden feinmaschigen Gewebes noch ein spaltförmiger, centraler Hohlraum erhält. Wie oben schon angedeutet, kommt dem langen, schlanken Leib entsprechend, bei Schlangen und Amphisbänen in der Regel nur die rechte Lunge zu vollständiger Entwicklung, während die linke rudimentär erscheint, oder ganz schwindet.

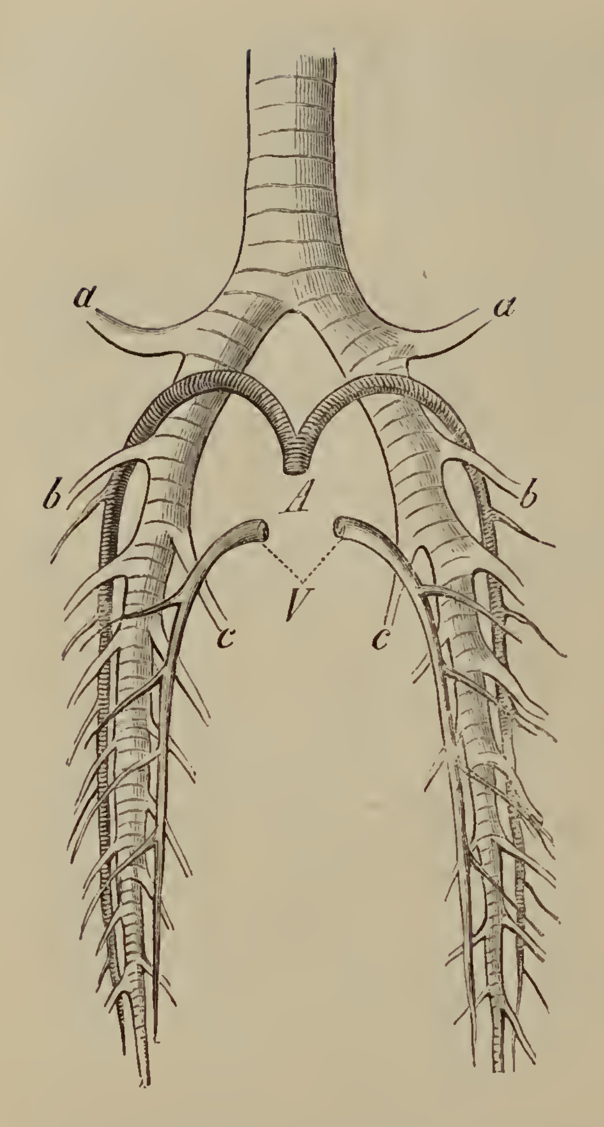


Fig. 193. Schematische Darstellung des Bronchialbaumes der Säugethiere. *a*, *a* beiderseitiger, bronchialer, eparterieller Bronchus, *b* Reihe der hyparteriellen Ventral-, *c* der hyparteriellen Dorsalbronchien, *A* und *V* Arteria und Vena pulmonalis.

des aus der Trachea entspringenden Bronchus jeder Seite durch die ganze Lunge hindurch bis zu ihrem Hinterende. Dies ist der sogenannte **Stammbronchus**, aus welchem von Stelle zu Stelle **Seitenbronchen** entspringen. Diese lassen sich, auf Grund der den Stammbronchus in seinem oberen Abschnitt kreuzenden Lungenarterie, in zwei Systeme sondern. Das eine liegt oberhalb, das andere unterhalb jener Arterie (**eparterielles** und **hyparterielles Bronchialsystem**). Ersteres (Fig. 193 *a, a*) besteht jederseits nur aus einer einzigen Längsreihe von Seitenbronchen, letzteres aber constant aus zwei (Fig. 193 *b, c*). Zwischen den Ursprüngen der beiderseitigen Wurzeln des hyparteriellen Systems zieht die Arteria pulmonalis herab, während die gleichnamige Vene an der Ventralseite des Stammbronchus verläuft (Fig. 193 *A, V*).

Vögel und **Säuger.** Während sich nun die beiden Bronchialsysteme bezüglich ihrer peripheren Entfaltung bei Cheloniern und Crocodiliern so ziemlich die Wage halten, tritt bei den Vögeln das eparterielle Bronchialsystem dem hyparteriellen gegenüber schon etwas zurück und dieses Verhalten ist bei Säugern noch weiter gediehen. Hier (Fig. 193 *a, a*) kommt im günstigsten Falle — und wir haben bei den Säugern von diesem Verhalten, als von dem ursprünglichen auszugehen — jederseits nur noch ein einziger eparterieller Bronchus zur Entwicklung, ja viel häufiger ist dies nur noch auf einer, und dann stets auf der rechten Seite, der Fall.

Dazu kommt, dass dieser eparterielle Bronchus, mag er nun auf der einen oder auf beiden Seiten entwickelt sein, seine Stellung am Stammbronchus mit einer solchen an der Trachea vertauschen kann (trachealer, eparterieller Bronchus)[1].

1) Schwindet auch noch der linke eparterielle Bronchus (Hystrix), so stehen wir am Schlussakte eines Vorganges, der, wie oben schon erwähnt, bereits bei den Vögeln eingeleitet wurde. Eine Erklärung für diese Thatsache zu finden, ist schwierig, doch hat man dabei vielleicht an die mit dem allmäligen Schwund der Hals- und Lumbalrippen Hand in Hand gehende, stetig fortschreitende Verkürzung des Thorax zu denken. (Vergl. das Capitel über die Rippen und die Wirbelsäule).

Die weitaus grössere Zahl der Säugethiere hat übrigens den linken eparteriellen Bronchus eingebüsst, den rechten aber beibehalten. Dieses Verhalten findet auch auf den Menschen Anwendung und führt zu folgenden Schlüssen.

Da der obere Lappen der rechten Lunge dem eparteriellen, der obere Lappen linkerseits aber dem ersten hyparteriellen Bronchus angehört, so können die oberen Lappen der beiden Lungen nicht homolog sein, sondern der mittlere Lungenlappen rechterseits wiederholt vielmehr den oberen Lappen der linken Seite. Somit besteht zwischen Rechts und Links ein asymmetrisches Verhalten, insofern die rechte Lunge ein Element mehr enthält als die linke.

Aus dem Gesagten erhellt, dass es sich in der Säugethierlunge um **Lappen (Lobi pulmonis)** handelt und ich will nur noch betonen, dass die stets am oberen Lungenende beginnende Lappenbildung in dem morphologischen Aufbau des Organs der Bronchialverzweigung gegenüber stets in den Hintergrund tritt und dass dabei nie mehr als ein einziger Seitenbronchus in Mitleidenschaft gezogen wird. Daraus folgt weiter, dass das, was man seither, im Sinne der menschlichen Anatomie, mit dem Namen des unteren Lungenlappens bezeichnet hat, gar nicht den Namen eines wirklichen Lungenlappens verdient, denn jener repräsentirt ja, den Stammbronchus einschliessend, den eigentlichen Lungenstamm.

Auf die ungemeine Vielgestaltigkeit der Lungenlappen der Säugethiere einzugehen ist hier, ihrer nur secundären Bedeutung wegen, nicht der Ort und ich muss zu diesem Zweck auf Specialwerke verweisen.

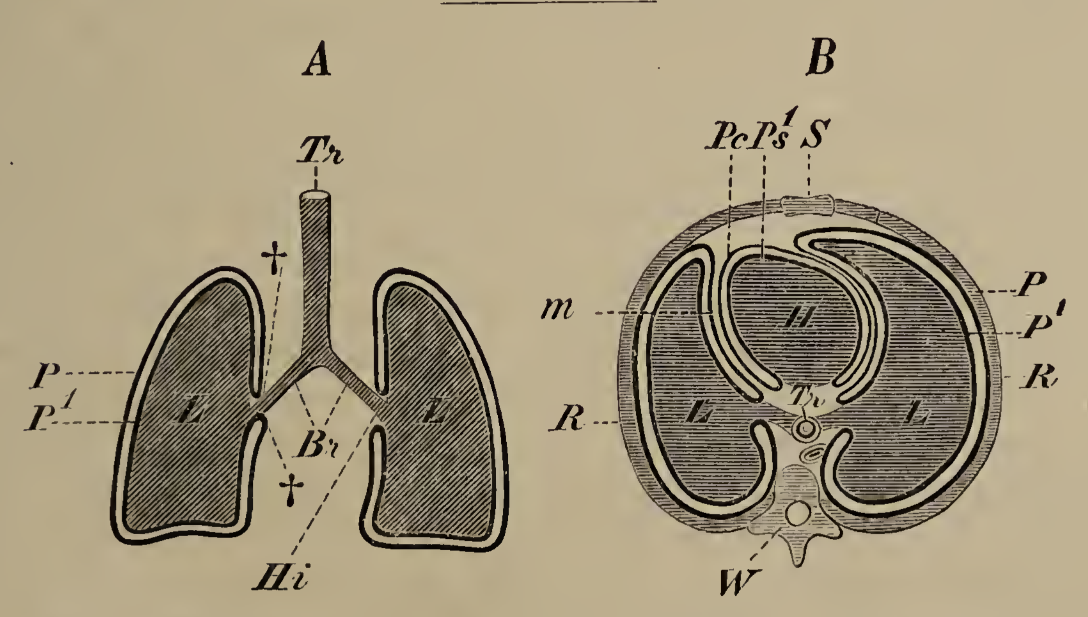


Fig. 194. Schematische Darstellung des Pleural- und Pericardial-Raumes bei Säugethieren mit Zugrundelegung der menschlichen Verhältnisse.

A Frontalschnitt, *B* Querschnitt.

Tr Trachea, *Br* Bronchien, *L L* Lungen, *H* Herz, *W* Wirbelsäule, *P* parietales, *P*¹ viscerales Blatt der Pleura, † † Umschlagsstelle beider am Hilus pulmonis (*Hi*), *m* Mediastinales Pleuralblatt, *Pc Pc*¹ Parietales und viscerales Blatt des Herzbeutels, *R* Rippen (Brustwand), *S* Sternum.

Schon bei der Besprechung des Bauchfells habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass auch das Cavum thoracis von einer serösen Haut, der sogenannten Pleura ausgekleidet sei. An dieser lässt sich nun, wie wir dies auch von Seiten des Bauchfells den Abdominalorganen gegenüber constatiren konnten, ein parietales und ein viscerales Blatt unterscheiden (Fig. 194 *P*, *P*¹). Letzteres wird als Pleura pulmonalis, ersteres als Pleura costalis bezeichnet und jenes umhüllt nicht nur die Lungen, sondern auch den Herzbeutel, das Pericardium (Fig. 194 *Pc*, *Pc*¹). Die an der medialen Lungenfläche sich hinziehende Partie der Pleura wird auch Mittelfell (Mediastinum) genannt.

Da sich nun zwischen den beiden Blättern eine lymphartige Flüssigkeit befindet, so kann sich die Bewegung der betreffenden Organe leicht und ungehindert vollziehen.

Die Luftsäcke der Vögel.

In früher embryonaler Zeit entstehen bei Vögeln zartwandige, hohle Aussackungen des Lungenbläschens, welche sehr rasch heranwachsen und die eigentliche Lunge an Volum bald übertreffen, so dass sie sämmtliche Eingeweide der Brust und des Bauches umgeben. Sie beschränken sich jedoch nicht auf den Leibesraum, sondern überschreiten denselben an zahlreichen Stellen, bohren sich zwischen die Muskeln sowie unter die äussere Haut und in die meisten Knochen des Skeletes hinein. Letztere werden dadurch lufthohl („pneumatisch“) und die Folge davon wird sein, dass das Körpergewicht ausserordentlich verringert und das Flugvermögen gesteigert wird. Ich sage ausdrücklich nur „gesteigert“, denn als eine Conditio sine qua non für das Fluggeschäft lassen sich die lufthohlen Knochen schon aus dem Grund nicht bezeichnen, da manche ausgezeichnete Flieger (Sterna, Möven u. a.) derselben gänzlich entbehren [1]). Allerdings tritt dann eine stark entwickelte Muskulatur compensatorisch ein und die inneren oder Rumpfluftsäcke, welche überhaupt keinem Vogel zu fehlen scheinen, sind auch in diesem Fall gut entwickelt. Letztere sind geradezu als integrirende Bestandtheile des Athmungsapparates aufzufassen, sie steigern beim In- und Exspirationsakt die Ventilationsgrösse, erleichtern die Regeneration des desoxydirten Blutes und erhöhen dadurch die Stoffwechselgrösse sowie die Leistungsfähigkeit des Organismus im Allgemeinen. Bei den weiter nach der Peripherie vordringenden Luftsäcken kommen diese Gesichtspunkte nicht mehr in Betracht, doch geben sie auch hier durch Ausscheidung von Wasserdampf, durch Wärmeregulirung und Ventilation ein wichtiges Moment für die Athmung ab. Da sie sich aber zwischen die Muskeln eindrängen

1) Etwas Eigenartiges, nur fliegenden Thieren Zukommendes liegt in der Einrichtung der Knochenpneumaticität überhaupt nicht. Man denke nur an die Sinus frontales, maxillares etc. der Säugethiere! Hier wie dort handelt es sich offenbar in erster Linie um eine Ersparniss an Material.

und hier an Stelle des von ihnen verdrängten Zellgewebes und Fettes treten, so geht weniger Kraft an innerer Arbeit (Reibung) verloren und darin liegt somit ein weiterer Gesichtspunkt für die hohe physiologische Bedeutung der Luftsäcke.

Pori abdominales.

Eine auf die Cyclostomen, auf zahlreiche Selachier, Ganoiden, Dipnoër, gewisse Teleostier, sowie endlich auf die Chelonier und Crocodilier beschränkte Einrichtung sind die sogenannten **Pori abdominales.** Darunter versteht man eine paarige, rechts und links von der Medianlinie gelegene Durchbrechung des hintersten Endes vom Peritonealsack, so dass also in diesem Fall das Coelom in offener Verbindung mit der Aussenwelt steht [1]). Der Durchbruch erfolgt stets gegen das ektodermale Gewebe, in nächster Nachbarschaft der Mündungen des Urogenital- und Intestinalapparates, entweder auf einer papillenartigen Erhöhung oder im Grunde der Cloake.

Was die Funktion der Pori abdominales betrifft, so lässt sich nur Das mit Bestimmtheit sagen, dass sie bei Cyclostomen und einigen anderen Fischen zur Ausfuhr der männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte dienen. Da hiefür aber bei den übrigen Wirbelthieren besondere Canäle vorhanden sind, so lässt sich ihre Fortdauer nicht verstehen, sie müssten denn einen Funktionswechsel eingegangen haben. Worin dieser aber besteht, lässt sich ebenso wenig als die Thatsache begreifen, dass diese Organe der phyletisch doch sicherlich sehr alten Gruppe der Amphibien verloren gegangen sind, um dann plötzlich bei den Reptilien wieder aufzutauchen.

Litteratur. H. Rathke, *Zur Anatomie der Fische. Arch. f. Anat. und Physiol. 1838.* J. G. Fischer, *Anatom. Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg, 1864.* H. Ayres, *Die Entwicklung der Pori abdominales. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1884.* J. Henle, *Vergl. anatom. Beschreibung des Kehlkopfes. Leipzig 1839.* H. Strasser, *Die Luftsäcke der Vögel. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.* Ch. Aeby, *Der Bronchialbaum der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1880.* M. Fürbringer, *Beitr. zur Kenntniss der Kehlkopfmuskulatur. Jena 1875. (Enthält zugleich ein umfassendes Litteraturverzeichniss des Kehlkopfes im Allgemeinen.)* A. Kölliker, *Zur Kenntniss des Baues der Lungen des Menschen. Verhandl. der med. Gesellsch. z. Würzburg. N. F. Bd. XVI. (Vergl. auch die Hand- und Lehrbücher der Anatomie des Menschen von* Aeby, Henle, Krause *etc. etc.)*

---

1) Später werden wir noch weitere Verbindungen des Coeloms mit der Aussenwelt constatiren können (Nephrostomen der Anamnia und Oviducte sämmtlicher Vertebraten).

H. Organe des Kreislaufs.

(Gefässsystem.)

Die Organe des Kreislaufs zerfallen in ein Centralorgan, das **Herz**, in periphere Organe, die **Gefässe**, und in eine ernährende, aus Plasma und Formtheilchen (Zellen) bestehende Flüssigkeit, das **Blut** und die **Lymphe**. Von letzterer, welche theils an geschlossene Canäle gebunden ist, theils die verschiedensten Spalten, Lücken und Hohlräume des Körpers erfüllt und alle Gewebe durchtränkt, wird später die Rede sein und wir haben es somit für's Erste nur mit dem Blutgefässsystem im engeren Sinne zu schaffen. Hier handelt es sich stets um allseitig geschlossene Röhren (Gefässe), die, je nachdem sie sauerstoff- oder kohlensäurereiches Blut führen, als **Arterien** und **Venen** bezeichnet werden. Dies ist übrigens keine durchschlagende Regel, insofern man, das chemische Verhalten des betreffenden Blutstromes ganz bei Seite setzend, sämmtliche, ihr Blut in das Herz ergiessenden Gefässe Venen, die aus dem Herz entspringenden aber Arterien nennt.

Das von dem **Herzbeutel** (Pericardium) umschlossene Herz fungirt, wie oben schon angedeutet, als Centralorgan für die Blutbewegung und fällt unter den Gesichtspunkt einer Saug- und Druckpumpe. Es entsteht, wie das gesammte Gefässsystem, im Bereich des Mesoderms, und zwar als eine Aushöhlung des Darmfaserblattes an der ventralen Seite des Schlundes, dicht hinter der Gegend der Kiemenspalten [1]). Indem es sich also aus demselben Blastem bildet, wie die Muskelhaut des Darmrohres, differenzirt sich seine Wand in drei Schichten, in die äussere peritoneale, in die mittlere musculöse und die innere epitheliale. So stimmt es mit dem Bau der grösseren Gefässe, an deren Wänden man auch drei Schichten unterscheidet [2]), im Wesentlichen überein und stellt auch entwicklungsgeschichtlich, im Grunde genommen, wirklich nichts anderes dar, als eine starke Blut- oder Gefässröhre, die anfangs mehr oder weniger in der Längsaxe des Körpers liegt, später aber durch mannigfache Krümmungen und Ausbuchtungen grosse Complicationen in ihrem Verhalten erfährt. Letztere bestehen darin, dass der gekrümmte Herzschlauch in zwei Abtheilungen zerfällt, die man als **Vorhof (Atrium)** und **Hof (Ventrikel)** bezeichnet. Zwischen beiden entstehen klappenartige Vorrichtungen, welche dem durchströmenden und unter die Muskel-

---

1) Auffallenderweise entstehen die primitiven Aorten unabhängig vom Herzen und zwar dadurch, dass von der Peripherie kommende (segmental angeordnete ?) Gefässsprossen gegen die Mittellinie vordringen, hier nach hinten und vorne umbiegen, und dann mit einander zu Längsstämmen confluiren.

2) Die Wand der kleinsten Blutbahnen, der Capillaren, besteht einzig und allein aus Zellen und diese entsprechen der innersten, epithelialen Schicht (Intima) der grösseren Blutbahnen.

presse der Herzwände kommenden Blutstrom die Fortbewegung nur in einer bestimmten, vom Atrium nach dem Ventrikel gehenden Richtung erlauben und jegliche Rückstauung verhindern. Sie sind aus einem Differenzirungsprocess der später zu besprechenden, in die Herzhöhlen vorspringenden Fleischbälkchen des Herzmuskels hervorgegangen zu denken. Aus dem Gesagten erhellt, dass das Atrium die für den Eintritt des Blutes bestimmte, venöse, der Ventrikel die auf den Austritt des Blutes berechnete, arterielle Herzabtheilung darstellt und wenn ich hinzufüge, dass sich das venöse Ende noch in einen sogen. Sinus venosus (Fig. 195 *Sv*) und das arterielle noch in einen, mit mehr oder weniger zahlreichen Klappen ausgerüsteten Conus sowie in einen Bulbus arteriosus *(Ca, Ba)* differenzirt, so habe ich damit eine Schilderung des Herzens gegeben, wie es zeitlebens bei Fischen persistirt und wie es in ganz ähnlicher Weise in der Ontogenese aller Wirbelthiere wenigstens vorübergehend zur Beobachtung kommt.

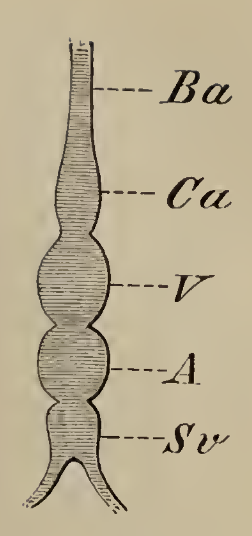


Fig. 195. Schematische Darstellung der einzelnen Abtheilungen des Fischherzens.

Sv Sinus venosus, in welchen die Körpervenen einmünden, *A* Atrium, *V* Ventrikel, *Ca* Conus arteriosus, *Ba* Bulbus arteriosus.

Mit der Herausbildung der Lungenathmung treten an dem, anfangs so sehr einfach gestalteten Herzen tief eingreifende Veränderungen auf, die aber schliesslich alle darauf hinauslaufen, dass zu den ursprünglichen zwei Abtheilungen zwei weitere Abschnitte, nemlich noch ein Atrium und noch ein Ventrikel hinzutreten, kurz dass es zur Viertheilung des Herzens kommt. In Folge davon kann man nun eine **rechte (venöse)** und eine **linke (arterielle) Herzhälfte** unterscheiden und es ist die Möglichkeit gegeben, dass das durch neu entstandene Gefässe **(Art. pulmonalis)** aus dem rechten Ventrikel in die Lunge geworfene venöse Blut, nachdem es oxydirt worden ist, durch besondere Bahnen **(Venae pulmonales)** wieder zum Herzen, und zwar zur linken Hälfte desselben, zurückkehren kann, um dann erst von hier aus in den Körperkreislauf zu gelangen.

Wie sich diese immer complicirteren Verhältnisse in der aufsteigenden Thierreihe allmälig anbahnen, kann erst später näher erörtert werden, nachdem wir uns zuvor einen kurzen Einblick in den embryonalen Kreislauf verschafft haben werden. Denn wenn irgendwo der Satz gilt, dass wir das Gewordene erst durch das Werden klar zu erfassen im Stande sind, so ist dies hier der Fall.

Der fötale Kreislauf.

In früher Embryonalzeit verlängert sich der Bulbus arteriosus (Fig. 196 *B*) kopfwärts zu einem langen, unpaaren Stamm **(Truncus arteriosus)**, der rechts und links in symmetrischer Reihenfolge eine grössere Zahl von Querästen (*Ab*) abgibt, welche je zwischen

zwei Kiemenlöchern *(KL)* verlaufen und sich jenseits derselben, nachdem sie zuvor Aeste (Carotiden) an den Kopf abgegeben haben, jederseits zu einem Längsstamme *(SS^1)* vereinigen. Jene sind die **Vasa branchialia** und letztere stellen weiter nach hinten zu die Radix dextra und sinistra der Aorta dar *(RA, RA)*.

Die **Aorta** *(A)* ist zeitlebens, durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch, das wichtigste arterielle Gefäss des Körpers, und zieht als ein starker, unpaarer, beharrlich Zweige abgebender Stamm an der Ventralseite der Wirbelsäule nach rückwärts bis zum Schwanzende, wo sie als Arteria caudalis *(Acd)* endigt.

Auf dem Wege dahin entspringen aus ihr die, zu einer gewissen Entwicklungsperiode wichtigen **Dotterarterien** (Arteriae omphalo-mesentericae *Am, Am*), welche das Blut nach der Oberfläche, d. h. nach der Peripherie des Dotters führen, allwo der Gasaustausch, d. h. die Athmung, stattfindet (Fig. 197 *R.Of.A, L.Of.A*).

Ist dieses geschehen, so kehrt das oxydirte Blut durch die **Dottervenen** (Venae omphalo-mesentericae *R.Of, L.Of)* zurück und ehe dasselbe in den Sinus venosus *(SV)* des Herzens einströmt, mischt sich mit ihm das venöse Blut der **Ductus Cuvieri** (Fig. 196, 197 *D* und *DC*).

Diese transversell verlaufenden Blutbahnen entstehen aus dem Zusammenfluss der vorderen und hinteren **Cardinalvenen**, d. h. zweier grosser Blutbahnen, welche das venöse Blut aus dem Wolff'schen Körper und den Körperdecken aufnehmen (Fig. 196 *VC, HC*, Fig. 197 *S.CaV, V.Ca*).

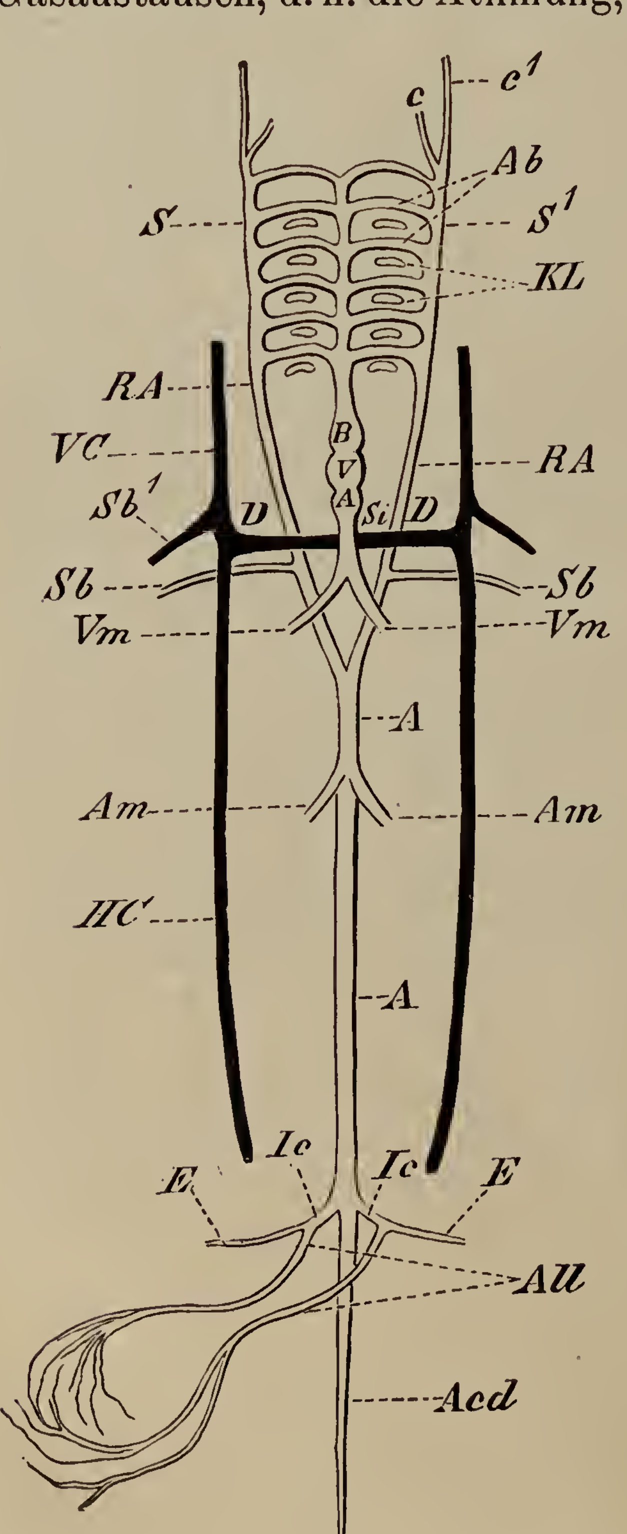


Fig. 196. Schematische Darstellung des embryonalen Gefässsystemes.

A, *A* Aorta abdominalis, *RA*, *RA* Radix dextra et sinistra Aortae, welche mittelst der Sammelgefässe *S*, S^1 aus den Branchialgefässen *Ab* hervorgehen, *c*, c^1 die Carotiden, *Sb* Arteria subclavia, *KL* Kiemenlöcher, *Si* Sinus venosus, *A* Atrium, *V* Ventrikel, *B* Bulbus arteriosus, *Vm* Venae omphalo-mesentericae, *Am* Arteriae omphalo-mesentericae, *Ic*, *Ic* Arteriae iliacae communes, *E*, *E* Arteriae iliacae externae, *All* Allantois-Arterien (Art. hypogastricae), *Acd* Arteria caudalis, *VC*, *HC* Vordere und hintere Cardinalvenen, die bei Sb^1 die Vena subclavia aufnehmen und dann in die Ductus Cuvieri *D*, *D* confluiren.

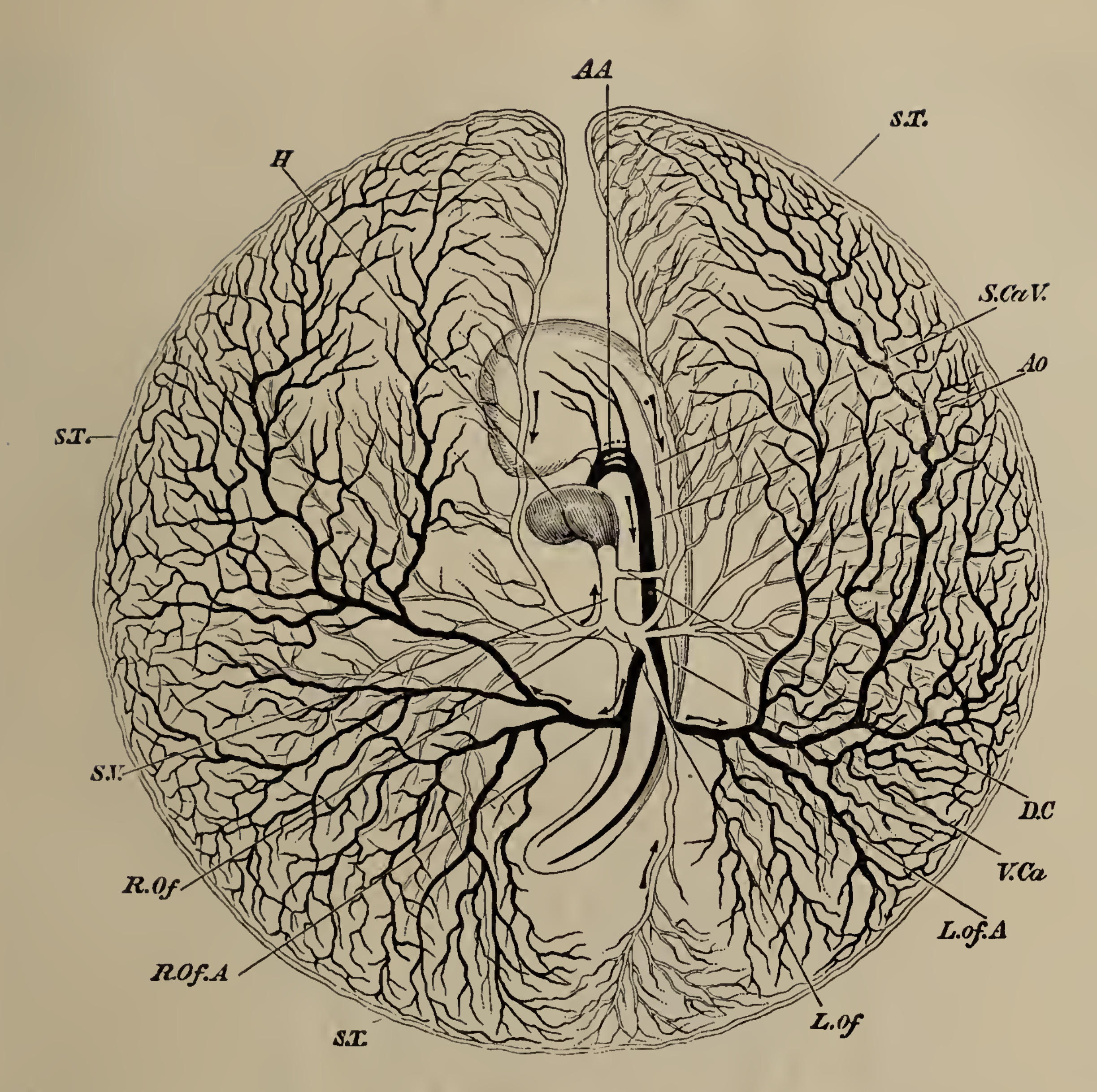


Fig. 197. Schema des Gefässsystems des Dottersackes am Ende des dritten Brüttages. Nach Balfour.

H Herz, *AA* zweiter, dritter und vierter Aortenbogen; der erste ist in seinem Mittelstück obliterirt, setzt sich aber von seinem proximalen Ende aus in die äussere, von seinem distalen Ende aus in die innere Carotis fort; *AO* Rückenaorta; *LOf.A* Linke, *R.Of.A* rechte Dotterarterie; *S.T* Sinus terminalis; *L.Of* Linke, *R.Of* rechte Dottervene; *S V* Sinus venosus; *D C* Ductus Cuvieri; *S.Ca.V* obere, *V.Ca* untere Cardinalvene. Die Venen sind in doppelten Contouren angegeben, die Arterien schwarz. Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt.

Während die vorderen Cardinalvenen, welche ihr Blut aus dem vorderen Körperabschnitt, wie vor Allem aus dem Kopfe beziehen, persistiren und später zu den mächtigen Venae jugulares werden, treten die hinteren in ihrer Bedeutung bald zurück, und werden durch die Azygos und Hemiazygos (Vertebralvenen), namentlich aber durch die untere Hohlvene (Vena cava inferior) ersetzt. Auf die specielleren Verhältnisse des venösen Kreislaufs, wie z. B. die Pfortadersysteme, kann hier vorderhand nicht näher eingegangen werden.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zum arteriellen System zurück und schenken jenen zwei Zweigen der Aorta abdominalis, welche man als **Allantoisarterien** bezeichnet, unsere volle Beachtung. Diese Gefässe (Fig. 196 *All*) verzweigen sich, ihrem Namen entsprechend, auf der Allantois, also auf dem embryonalen

Harnsack, der, wie wir bereits konstatirt haben, aus einer Ausstülpung des primitiven Enddarmes hervorgeht. Indem dieser nun weiter und weiter auswächst, legt er sich der inneren Fläche der Eischale an und dient, da letztere vermöge ihrer Porosität den Durchtritt der äusseren Luft gestattet, zu einer gewissen Fötalperiode, als wichtiges Athmungsorgan.

Damit befinden sich die Kreislaufsverhältnisse des Fötus immer noch in einem Stadium der Indifferenz, d. h. es sind von hier an noch drei Wege der Weiterentwicklung möglich.

Entweder verlässt jetzt der Embryo das Ei und bedient sich als Wasserbewohner (Anamnia) seiner Branchialgefässe, wird also kiemenathmend und verwendet seine gesammte Allantois zur

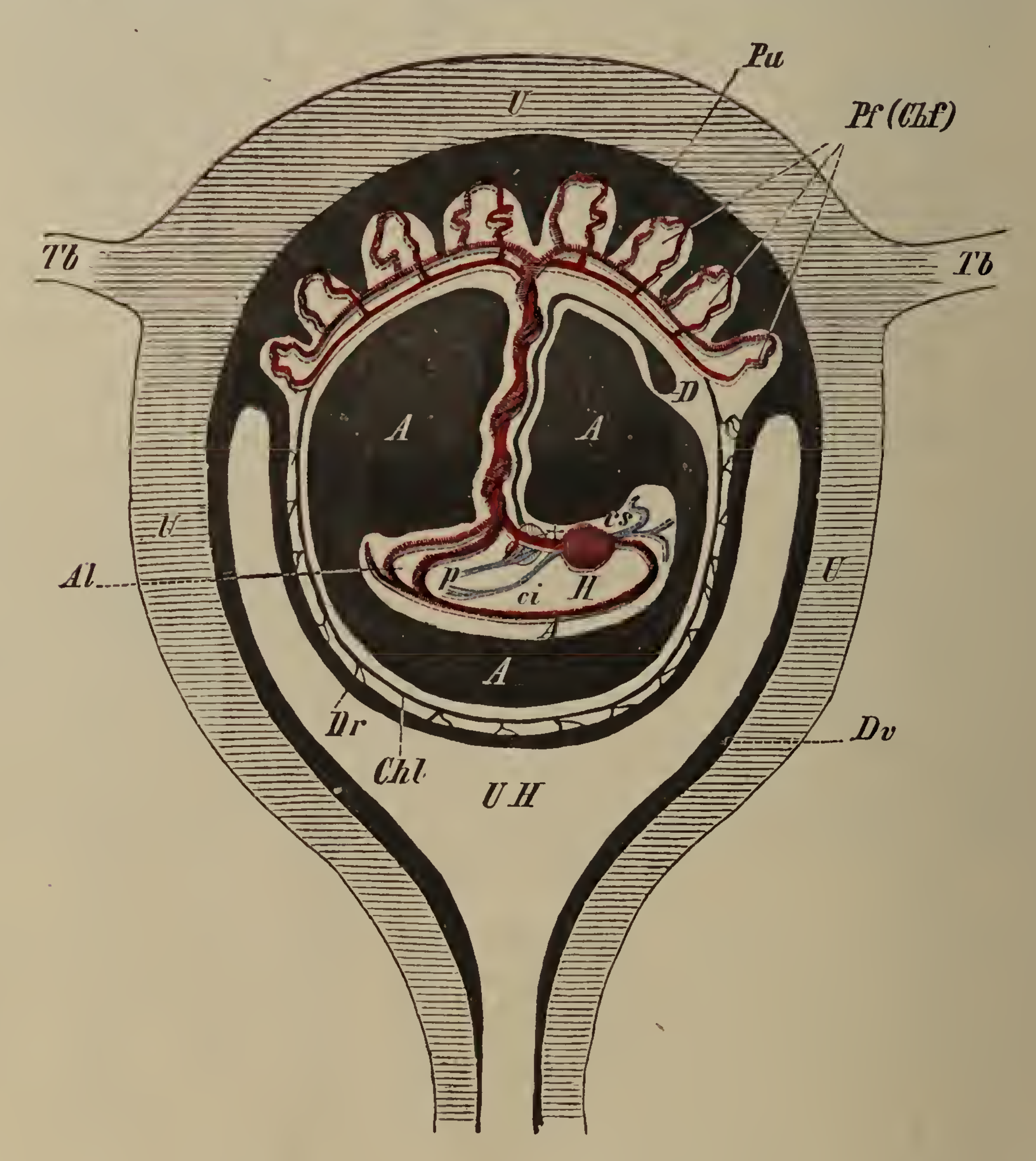


Fig. 198. Schematisches Durchschnittsbild durch den schwangeren Uterus des Menschen.

U Uterus, *Tb*, *Tb* Tuben, *UH* Uterushöhle, *Dv* Decidua vera, welche bei *Pu* zur Placenta uterina wird, *Dr* Decidua reflexa, *Pf* Placenta foetalis (Chorion frondosum), *Chl* Chorion laeve, *A*, *A* die von einer Flüssigkeit erfüllte Höhle des Amnion.

Innerhalb befindet sich der an der Nabelschnur hängende Embryo. *H* Herz, *Ao* Aorta, *ci* und *cs* Vena cava inferior und superior, *p* Vena portarum, *Al* Allantoisarterien (Art. umbilicalis), † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber, *D* das rudimentäre Dotterbläschen.

definitiven Harnblase (Amphibien), oder aber er wird, bei terrestrischer Lebensweise (Sauropsiden), ein Lungenathmer, erfährt dem entsprechend eine Modification, beziehungsweise eine Reduction seiner Branchialgefässe und seiner Allantois, welch' letztere sich sogar ganz zurückbilden und schwinden kann (gewisse Reptilien, alle Vögel) (vergl. pag. 248).

Die dritte Möglichkeit endlich ist die, dass der Embryo noch längere Zeit ein intrauterines Leben führt und dass seine Allantoisgefässe, unter Bildung der Chorionzotten, in die Uteruswand einwuchern, um dort die innigsten, auf den Gasaustausch und auf die foetale Ernährung berechneten Beziehungen zu dem mütterlichen Gefässsystem zu gewinnen. Kurz es kommt zur Bildung eines **Placentarkreislaufes**, eines **Mutterkuchens** (Placenta).

Diese höchste Entwicklungsstufe erreichen die Embryonen sämmtlicher Säugethiere mit Ausnahme der Monotremen und Marsupialier, und aus diesem Grunde stellt man diese beiden letztgenannten Gruppen als **Aplacentalia** den übrigen Säugethieren als den **Placentalia** gegenüber. Bei den letzteren besteht also die Hauptaufgabe der Allantois darin, als Transportmittel der fötalen Gefässe an die mütterliche Uteruswand zu dienen und ist dadurch das Zustandekommen der Placenta gesichert, so geht jene einen Rückbildungsprocess ein. Ihr ausserhalb des Fötus gelegener Abschnitt geht ganz zu Grunde, während der intraabdominale Rest theils zu einem soliden, bindegewebigen Strang (Urachus), theils zur definitiven Harnblase (Vesica urinaria) und zu deren Ausführungsgang (Urethra) wird. (Vergl. das Capitel über den Urogenitalapparat.)

Die Branchialgefässe kommen bei den Mammalia so wenig, als bei den Sauropsiden als solche in irgend einer Entwicklungsperiode zu physiologischer Verwendung, sondern werden, so weit sie keinen gänzlichen Schwund erfahren, zu wichtigen Blutbahnen des Halses, des Kopfes (Carotiden), der oberen Extremitäten (Subclavia), des Lungenkreislaufes (A. pulmonalis) und zu der paarigen oder unpaaren Aortenwurzel. (Vergl. Fig. 199 *A—D*).

Bezüglich der bei der Geburt eintretenden Umkehr der Kreislaufsverhältnisse muss ich auf die entwicklungsgeschichtlichen Lehrbücher verweisen.

Das Herz und seine Gefässe.

Fische. Während dem Amphioxus ein differenzirtes Herz, im Sinne der übrigen Vertebraten, abgeht, ist es bei allen übrigen Fischen gut entwickelt und liegt weit vorne in der Rumpfhöhle, gleich hinter dem Kopf. Stets ist es nach einem und demselben Grundtypus gebaut, wie ich ihn oben schon geschildert habe. Man unterscheidet also eine Kammer (Fig. 200 *A, V*) und eine Vorkammer, welch' letztere aus einem Sinus venosus das Blut aufnimmt und sich seitlich zu den sogen. Herzohren (Auriculae

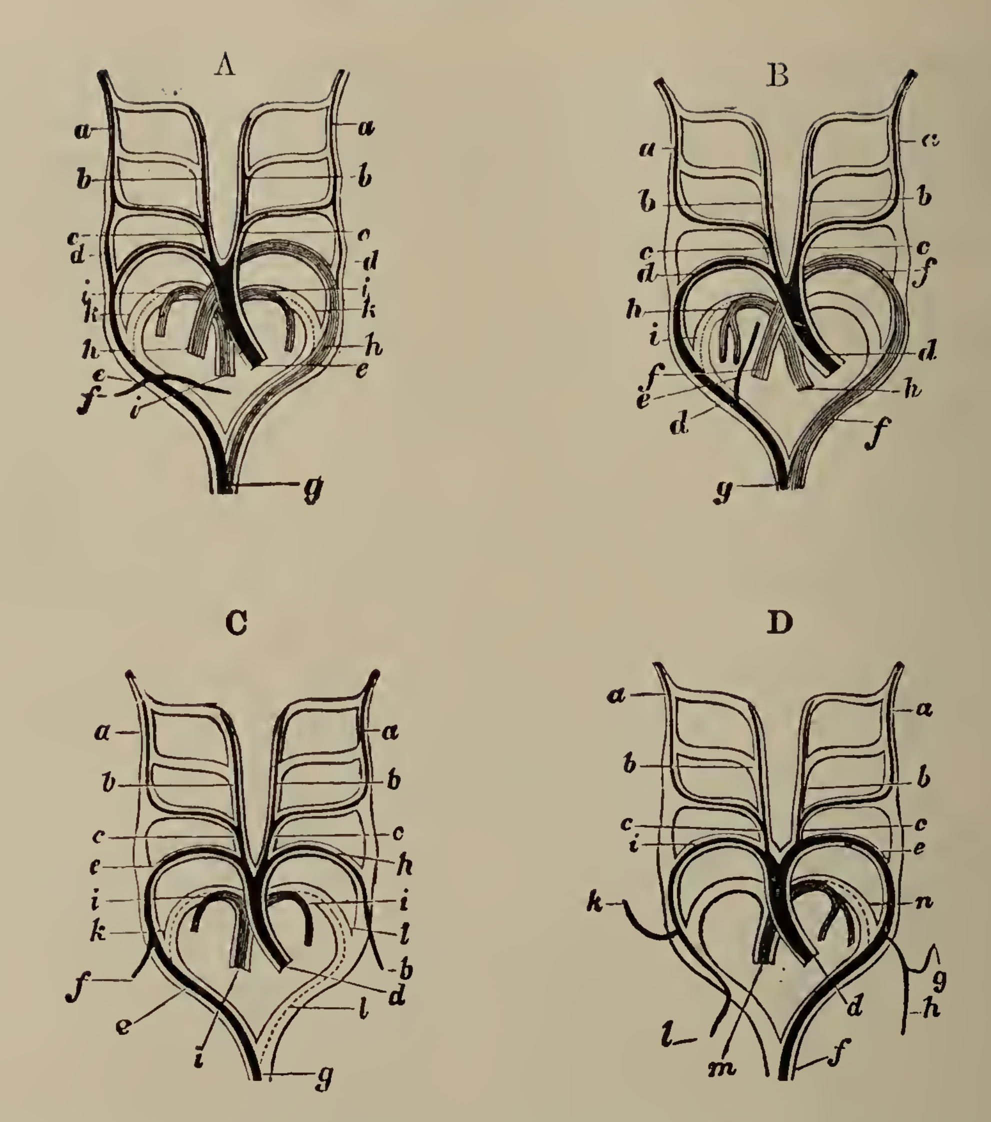


Fig. 199. Schematische Darstellung der Metamorphose der Arterienbogen: **A** bei der Eidechse, **B** bei der Natter, **C** beim Vogel und **D** beim Säugethier. (Nach Rathke.) Ansicht von unten.

A. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* Ductus Botalli zwischen dem dritten und vierten Bogen, *e* rechter Aortenstamm, *f* Subclavia, *g* Rückenaorta, *h* linker Aortenstamm, *i* Lungenarterie, *k* Rudiment des Ductus Botalli zwischen der Lungenarterie und dem System der Rückenaorta.

B. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* rechter Aortenstamm, *e* Vertebralarterie, *f* linker Stamm der Rückenaorta, *h* Lungenarterie, *i* Ductus Botalli derselben.

C. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der rechten Seite (Aortenwurzel), *f* rechte Subclavia, *g* Rückenaorta, *h* linke Subclavia (vierter Bogen den linken Seite), *i* Lungenarterie, *k* und *l* rechter und linker Ductus Botalli der Lungenarterien.

D. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der linken Seite (Aortenwurzel), *f* Rückenaorta, *g* linke Vertebralarterie, *h* linke Subclavia, *i* rechte Subclavia (vierter Bogen der rechten Seite), *k* rechte Vertebralis, *l* Fortsetzung der linken Subclavia, *m* Lungenarterie, *n* Ductus Botalli derselben.

cordis) ausbuchtet (Fig. 200 *AA*). Entsprechend der verschiedenen physiologischen Aufgabe der beiden Abtheilungen besitzt der Vorhof eine schwächere, der Ventrikel dagegen durchweg eine stärkere, nach Innen netzartig, oder auch mit grösseren Balken (Trabeculae cordis), vorspringende Muskulatur, eine Regel, die für die ganze Thierreihe gilt (Fig. 200 *C*, *A*).

An der Verbindungsstelle zwischen Kammer und Vorkammer, am sogen. Ostium atrio-ventriculare, finden sich in der

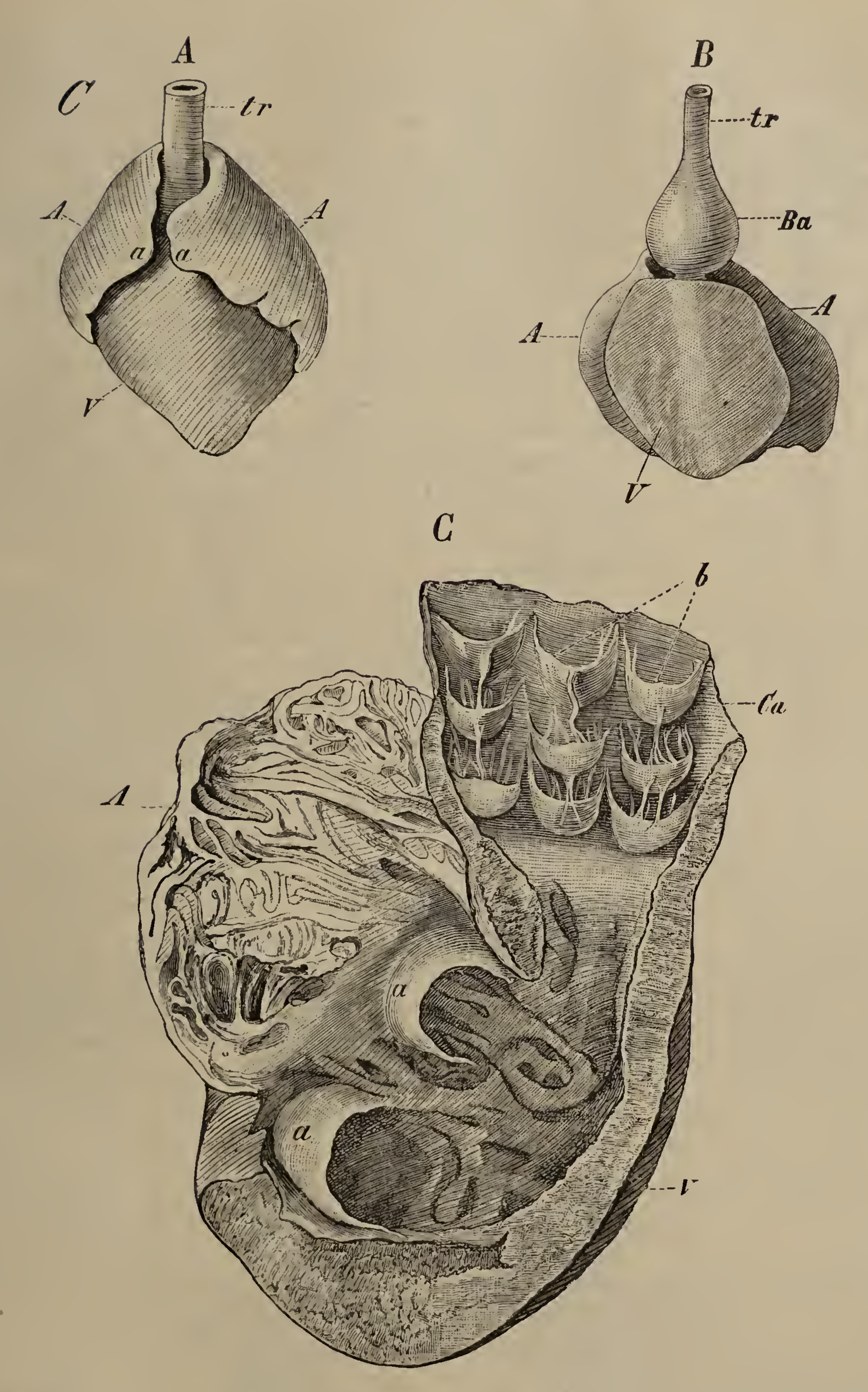


Fig. 200. Verschiedene Fischherzen. **A** vom Hammerhai, **B** vom Welse (Silurus glanis), **C** Herz eines Haifisches, aufgeschnitten.

AA Atrien, *aa* Auriculae cordis, *V* Ventrikel, *Ba* Bulbus arteriosus, *tr* Truncus arteriosus. In **C** bedeuten *a*, *a* die Atrioventricularklappen, *b* Klappen des Conus arteriosus (*Co*).

Regel zwei, hie und da auch mehr (bis 6) häutige Klappen (Figur 200 *C, a, a*). Viel zahlreicheren, in mehreren Reihen stehenden Klappen begegnet man im Truncus arteriosus (Fig. 200

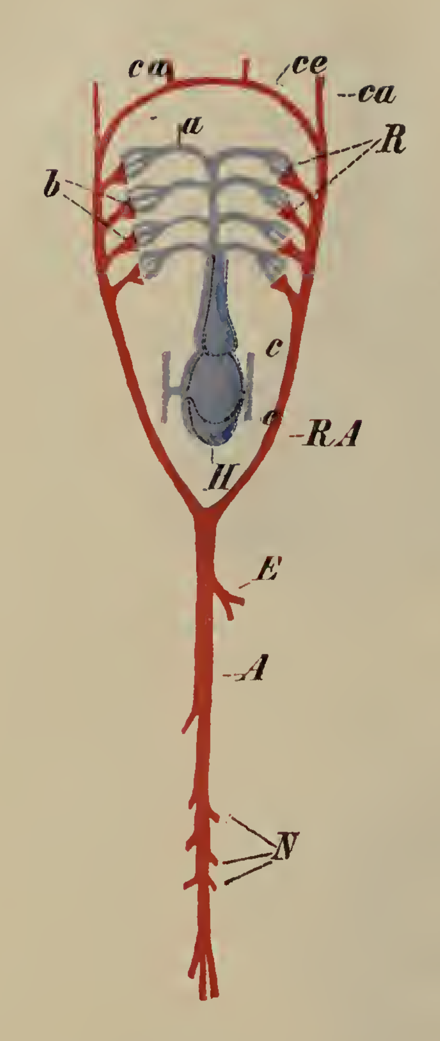


Fig. 201. Schematische Darstellung des arteriellen Gefässsystems der Fische.
H Herz *c* c^1 Vordere und hintere Cardinalvene, *a* Kiemenarterien, *R* Capillarnetz der Kiemengefässe, *b* Kiemenvenen, *ce* Circulus cephalicus, *ca* Carotis, *RA* Radix Aortae, *A* Aorta abdominalis, *E* Eingeweidearterie, *N* Nierenarterien.

C, *Ca, b*). Am zahlreichsten sind sie bei Selachiern und Ganoiden entwickelt, allein es macht sich bei den am meisten nach rückwärts, also gegen den Ventrikel zu, liegenden Klappen bereits da und dort das Bestreben geltend, einen Rückbildungsprocess einzugehen. Nur die vorderste Klappenreihe wird hiervon nicht ergriffen und diese ist es denn auch, welche der einzigen, zwischen Ventrikel und Bulbus liegenden Klappenreihe der Teleostier entspricht. Hand in Hand damit hat auch der Conus arteriosus der Teleostier eine mehr oder weniger starke Rückbildung erfahren, so dass der Bulbus arteriosus häufig direkt an den Ventrikel stösst (Fig. 200 B, *Ba*).

Das Herz der Fische führt nur venöses Blut und wirft dieses durch die Kiemenarterien (Fig. 201 *a*) in die Kiemencapillaren *(R)*, von wo es, nachdem die Oxydation stattgefunden hat, durch die Kiemenvenen wieder abgeführt wird (Fig. 201 *b*). Wie sich dann aus diesen die Wurzeln der Aorta bilden, wurde oben schon erläutert.

Dipnoi. Auch bei den Dipnoërn liegt das Herz weit vorne, gegen den Kopf zu, allein es zeigt, entsprechend der hier neben der Lungenathmung bestehenden Kiemenathmung, schon eine höhere, zwischen die Fische und Amphibien eingeschobene Entwicklungsstufe. Das Atrium, und bis zu einem gewissen Grade auch der Ventrikel, zerfällt durch das Auftreten eines Septums in zwei Abtheilungen. Der Conus arteriosus ist spiralig gedreht, besitzt bei Ceratodus acht Querreihen von Klappen und beginnt sich ebenfalls in zwei Abtheilungen zu trennen. Dies ist bei Protopterus vollends erreicht, so dass also hier zwei Blutströme, ein arterieller und ein venöser neben einander hergehen (Fig. 202 *a*, *b*). Ersterer führt das Lungenvenenblut, welches von dem linken Atriumin den linken Ventrikel und von hier in die beiden vordersten Kiemenarterien eingetrieben wird (Fig. 202 *I, II*). Der venöse Strom dagegen stammt aus dem rechten Ventrikel und gelangt, nachdem das Blut in der dritten und vierten Kiemenarterie durchgeathmet ist, durch die entsprechenden Kiemenvenen in die Aortenwurzeln *(III, IV,* 3, 4, *RA)*. Aus der hintersten Kiemenvene entspringt die zur Lunge führende Arteria pulmonalis (Fig. 202 *Ap*), so dass also hier

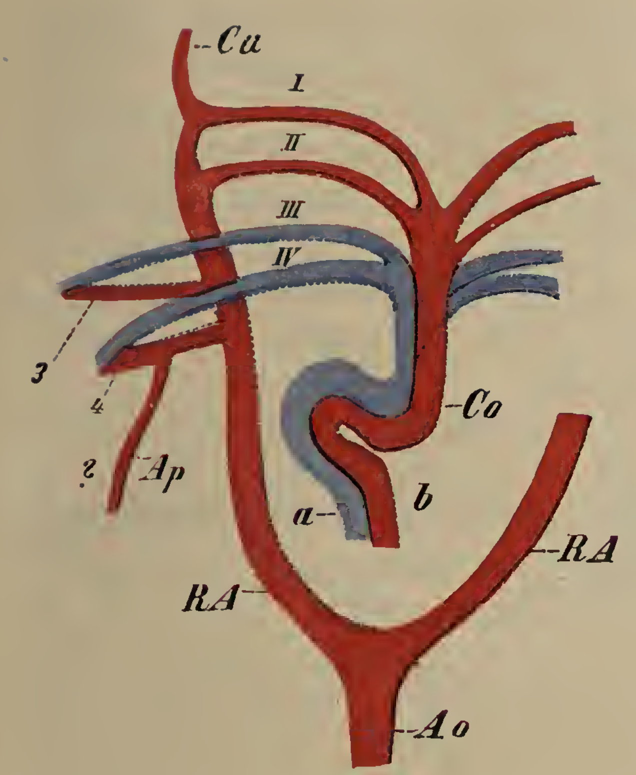


Fig. 202. Schematische Darstellung des Kiemenkreislaufs von Protopterus.

Co Conus arteriosus, welcher in zwei Abtheilungen *a* und *b* zerfällt. Durch *a* strömt rein arterielles Blut in die beiden vordersten Kiemenarterien *I* und *II*; durch *b* rein venöses in die beiden hintersten Kiemenarterien *III* und *IV*. 3 und 4 deuten die Kiemenvenen resp. die Kiemencapillarität an. *Ap* die nur linkerseits (?) vorhandene Arteria pulmonalis, *RA* Radix Aortae, *Ao* Aorta, *Ca* Carotis.

das Blut noch einmal durchgeathmet wird, bevor es durch die Lungenvenen zum Herzen, d. h. zum linken Vorhof, zurückströmt.

Amphibien. Mit Ausnahme der Gymnophionen, wo das Herz weit nach hinten rückt, finden wir es bei allen übrigen Amphibien auch hier noch sehr weit vorne im Thorax, ventral von den ersten Wirbeln gelagert. Wie bei Dipnoërn, so kommt es auch hier zu einem mehr oder weniger vollkommenen, d. h. gefensterten oder auch soliden Septum atriorum. An der Atrioventriculargrenze liegen stets zwei ächte, fibröse Taschenklappen, welche mit der Ventrikelwand durch Fäden verbunden sind.

Der Ventrikelraum ist unpaar und weder bei Urodelen noch bei Anuren zeigt sich in seinem Innern eine Spur einer Scheidewand, so dass also das von demselben abfliessende Blut einen gemischten Character haben muss (Fig. 203). Im Allgemeinen besitzt der Ventrikel eine kurze, gedrungene Form und nur bei Amphiuma, Proteus und den Gymnophionen streckt er sich mehr in die Länge. Nach vorne zu schliesst sich an ihn, wie beim

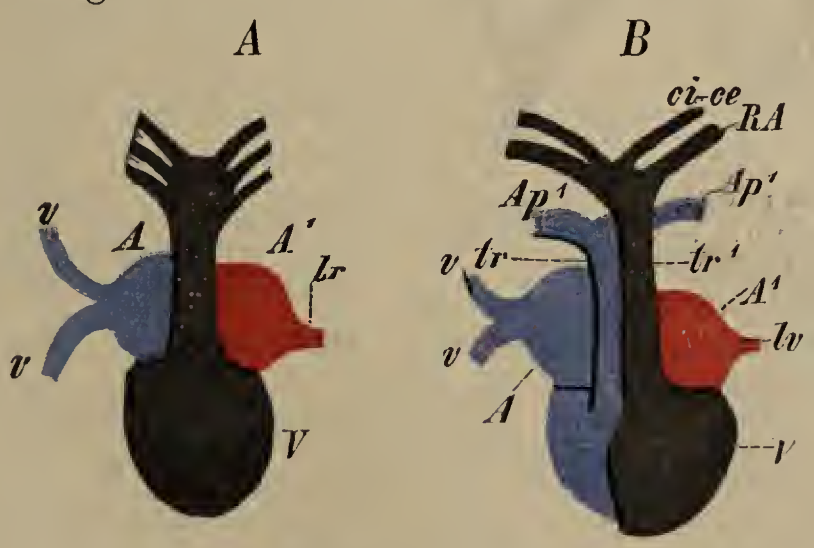


Fig. 203. *A* und *B*. Schema der Blutvertheilung im Urodelen- und Anurenherzen. *A* Rechtes-, A^1 Linkes Atrium, *V* Ventrikel, *tr* Truncus arteriosus, bei Anuren in zwei Abtheilungen *tr*, tr^1 getrennt. Durch *tr* fliesst rein venöses Blut in die Lungenarterien *Ap* Ap^1, durch die Abtheilung tr^1 aber strömt gemischtes Blut in die Carotiden *ci* und *ce*, sowie in die Wurzeln der Aorta *RA*. *lv*, *lr* bedeuten die Lungen-, *v v* die in das rechte Atrium einmündenden Körpervenen.

Selachier-, Ganoiden- und Dipnoërherzen ein Conus und weiterhin ein Truncus arteriosus. Ersterer ist (bei typischer Entwicklung) spiralig gedreht, besitzt eine Querreihe von Klappen an jedem Ende und zeigt eine in's Lumen einspringende Spiralfalte[1]). Dies gilt z. B. für Axolotl, Amblystoma, Salamandra, Amphiuma und Siren. Bei Andern, wie z. B. bei Menobranchus, Proteus, Gymnophionen etc. finden sich Rückbildungen, die sich in einer Streckung des Conus, Schwund der Spiralfalte und der einen Klappenreihe äussern.

Bei Anuren erstreckt sich die im Truncus resp. Conus liegende Falte so weit nach hinten, dass gar kein ungetheilter Raum in jenem mehr existirt. Die Folge davon ist, dass die eine Abtheilung der Kiemengefässe, aus welchen die Art. pulmonalis hervorgeht, rein venöses, die andere aber gemischtes Blut führt (Fig. 203 *B*).

Wie bei Dipnoërn so entspringen auch bei Amphibien aus dem (kurzen) Truncus jederseits vier Kiemenarterien, welche sich bei der, einen guten Typus darstellenden, Larve von Salamandra folgendermassen verhalten.

Die vordersten drei begeben sich zu ebenso vielen äusseren Kiemenbüscheln, wo sie sich capillär auflösen (Fig. 204 1, 2, 3). Aus dieser Capillarität gehen drei Kiemenvenen *(I—III)* hervor, welche sich dorsalwärts wenden, um hier zusammenzufliessen und jederseits die Aortenwurzel *(RA)* zu bilden. Die vierte (schwächere) Kiemenarterie geht zu keiner Kieme, sondern zu der aus der dritten Kiemenvene entspringenden Arteria pulmonalis (Fig. 204, 4, *Ap*). Letztere führt also weit mehr arterielles als venöses Blut und so wird die Lunge der Salamanderlarve ähnlich wie eine Schwimmblase sich verhalten und keiner respiratorischen Funktion fähig sein.

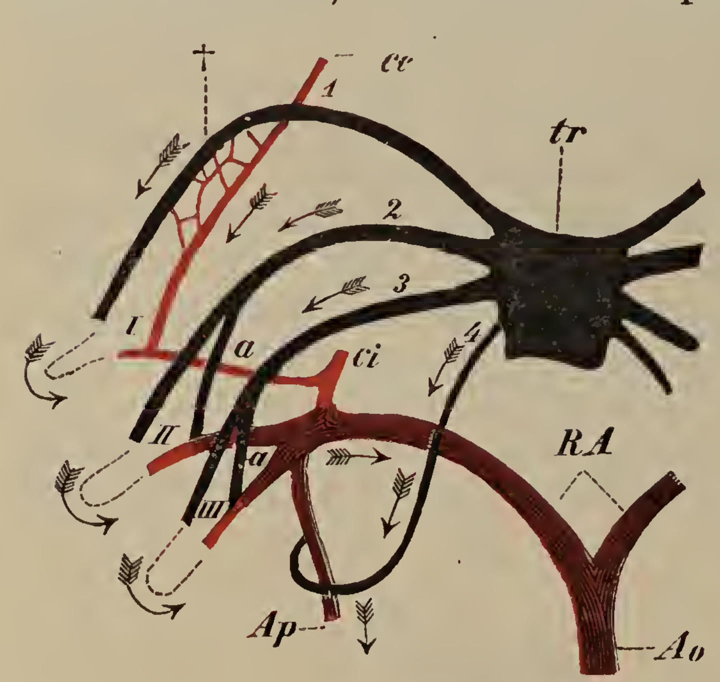


Fig. 204. Die Arterienbogen einer Salamanderlarve, leicht schematisirt. Nach J. E. V. Boas.

tr Truncus arteriosus, 1—3 die drei Kiemenarterien, I—III die entsprechenden Venen, 4 der vierte Arterienbogen, der sich mit der Arteria pulmonalis (*Ap*) verbindet. *a a* Directe Anastomosen zwischen der zweiten und dritten Kiemenarterie und Kiemenvene, *ce*, *ci* Carotis externa und interna, † netzförmige Anastomosen zwischen der Carotis externa und der ersten Kiemenarterie (spätere Carotidendrüse), *RA* Radix Aortae, *AO* Aorta. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstromes an.

Aus der ersten Kiemenvene entspringt medianwärts die Carotis interna *(ci)*, lateralwärts die Carotis externa *(ce)*.

Letztere ist in ihrem Laufe nach vorwärts durch netzartige Anastomosen (†) mit der be-

1) Die Spiralfalte ist aus verschmolzenen Klappen hervorgegangen zu denken.

nachbarten, ersten Kiemenvene (1) verbunden und daraus geht später die als accessorisches Herz fungirende, sogenannte Carotidendrüse des erwachsenen Salamanders hervor. Wie ein Blick auf die Figur 204 lehrt, existiren bei *aa* direkte Verbindungen zwischen der zweiten und dritten Kiemenarterie und den zugehörigen Kiemenvenen.

Gegen das Ende der Larvenperiode zu praevalirt die zweite

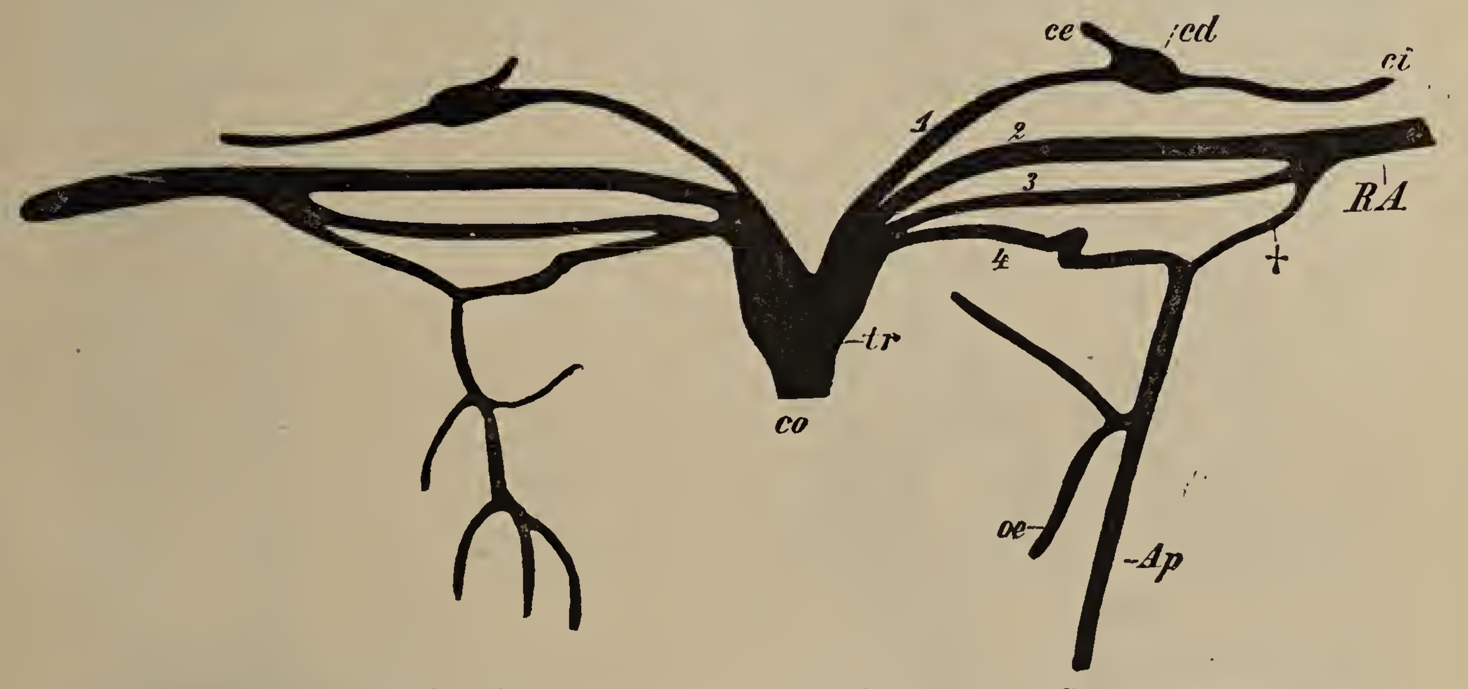


Fig. 205. Arterienbogen einer entwickelten Salamandra maculosa, ausgebreitet. Nach J. E. V. Boas.

Co Conus, *tr* Truncus arteriosus, 1—4 die vier Arterienbogen, *ce* Carotis externa *cd* Carotisdrüse, *ci* Carotis interna, der vierte Arterienbogen hat als Arteria pulmonalis (*Ap*) bedeutend an Ausdehnung zugenommen und hängt nur durch einen dünnen Ductus Botalli (†) mit dem 2ten resp. 3ten Bogen zusammen, *RA* Radix Aortae, *oe* Ramuli oesophagei.

Kiemenvene bedeutend an Stärke und auch der vierte Arterienbogen ist stärker geworden. Dieser liefert nun, unter gleichzeitiger Reduction der Anastomose mit der dritten Kiemenvene, die Hauptmasse des Blutes für die Lungenarterie, d. h. jenes ist nun weit mehr venös als arteriell. Schliesslich sistirt die Kiemenathmung und die Folge davon ist, dass die Anastomosen der Gefässbogen nicht mehr durch Capillarität, sondern direkt erfolgen (Fig. 205 2, 3, 4). Schliesslich löst sich die Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Gefässbogen und während jener zum Carotidensystem und dieser zur ausserordentlich starken Aortenwurzel wird (Figur 205 *ce, ci, RA*), bleibt zeitlebens eine Anastomose (Fig. 205 †) zwischen dem zur starken Arteria pulmonalis werdenden vierten und dem zweiten resp. dritten Gefässbogen bestehen. Dies ist der **Ductus Botalli.**

Der dritte Bogen unterliegt bezüglich seiner Entfaltung den allergrössten Schwankungen, ja er kann sogar nur einseitig entwickelt sein, oder auch ganz fehlen.

Bei den Anurenlarven finden sich jederseits ebenfalls vier Kiemenarterien, allein sie stehen mit den zugehörigen Venen nur

durch Capillarität und nicht durch direkte Anastomosen (vergl. Fig. 204 *a*, *a*) in Verbindung. Die Folge davon ist, dass hier alles Blut oxydirt wird.

Beim erwachsenen Frosch ist der dritte Arterienbogen ganz obliterirt und der erste vom zweiten ganz abgeschnürt. Alles Uebrige verhält sich wie bei Salamandra.

Reptilien. Auch hier, wie überhaupt bei allen Amnioten, entsteht das Herz weit vorne am Halse, in der Nähe der Kiemenspalten, später aber, bei der Herausbildung eines Halses, rückt es viel weiter in die Brusthöhle herab, als dies bei den Anamnia der Fall

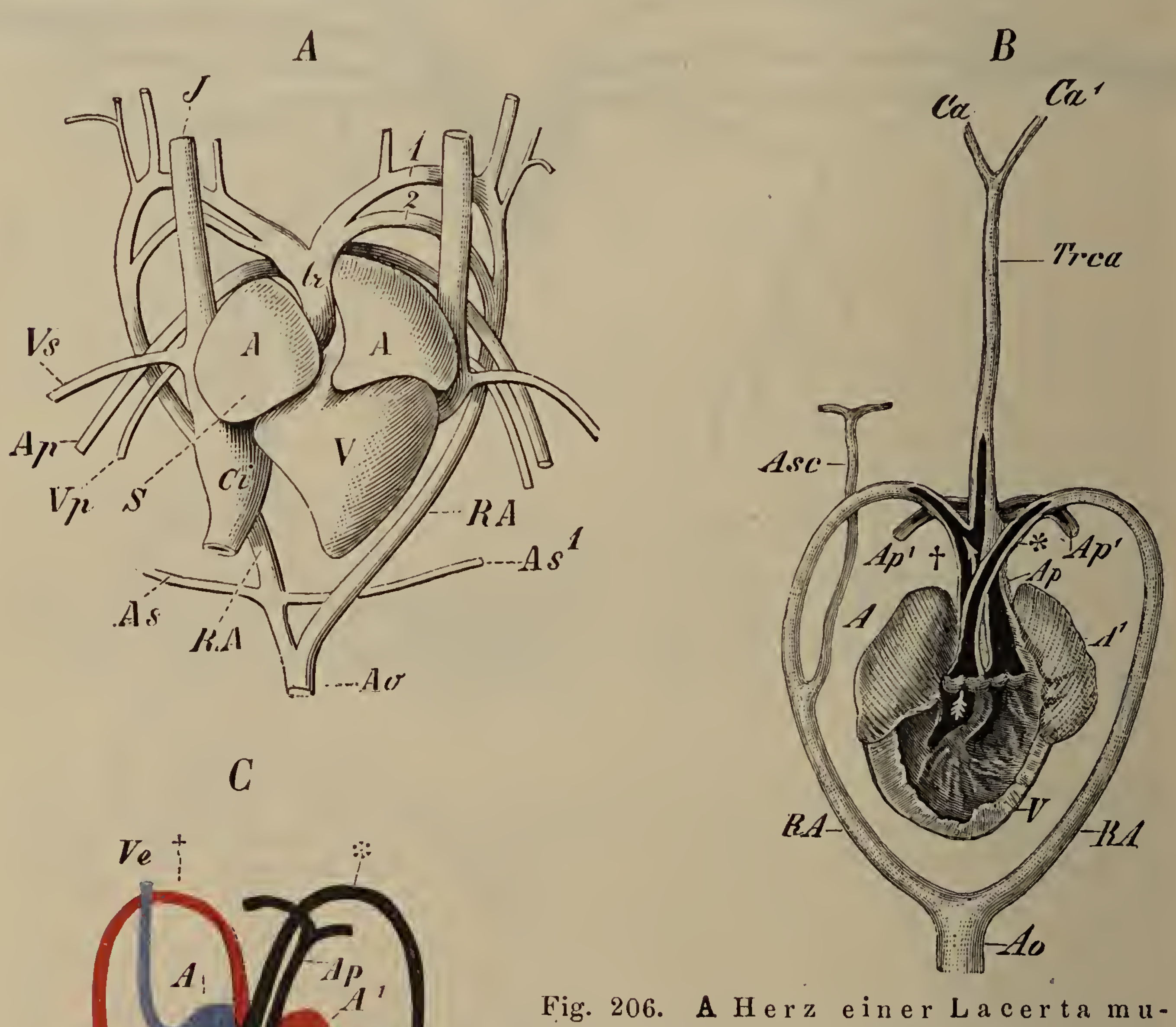


Fig. 206. **A** Herz einer Lacerta muralis, **B** eines grossen Varanus, aufgeschnitten; **C** Schema des Reptilienherzens.

*VV*¹ Herzventrikel, *AA*¹ Herzatrien, *tr*, *Trca* Truncus anonymus, 1, 2 Erster und zweiter Arterienbogen, *Ap*, *Ap*¹ und *Vp* Arteria und Vena pulmonalis, † und * Rechter und linker Aortenbogen, *RA* Radix Aortae, *Ao* Aorta, *Ca*, *Ca*¹ Carotiden, *Asc*, *As* Arteria subclavia, *J* Vena jugularis, *Vs* Vena subclavia, *Ci* Vena cava inferior. Diese drei Venen fliessen in den Sinus venosus *S* zusammen. Die von *S* ausgehende punktirte Linie ist unter das Atrium dextrum (*A*) hinunter gehend zu denken. *Ve Ve* deuten in dem Herzschema **C** dieselben Venen an.

ist [1]). Die Folge davon ist, dass der N. vagus, der Innervator des Herzens, entsprechend weit mit ausgezogen wird und dass andrerseits die zum Kopf aufsteigenden Carotiden, wie auch die absteigenden Iugularvenen, an Länge gewinnen.

Der Hauptfortschritt dem Amphibienherzen gegenüber liegt in dem Auftreten einer Ventrikelscheidewand, mag dieselbe, wie bei Sauriern, Ophidiern und Cheloniern, noch unvollkommen oder vollkommen sein, wie bei Crocodiliern [2]). Stets vereinigen sich zwei Gefässstämme zur Bildung der Aorta, oder anders, im Sinne der menschlichen Anatomie, ausgedrückt: stets existiren zwei Arcus (Radices) Aortae, ein rechter und ein linker (Fig. 206 *C* † und *). Ein jeder von diesen beiden (Fig. 206 A 1, 2) kann in seinem Anfangstheil wieder aus zwei miteinander anastomosirenden Gefässbogen bestehen (Lacerta), oder je nur aus einem (gewisse Saurier, Ophidier, Chelonier, Crocodilier) (Fig. 206 B, *RA*, *RA*). Der am meisten nach hinten liegende Gefässbogen ist die Arteria pulmonalis (*Ap*). In letztere sowie auch in den linken Aortenbogen ergiesst sich das Blut des rechten Ventrikels und dieses wird, je nachdem das Septum ventriculorum vollständig oder unvollständig ist, entweder rein venös sein (Crocodilier), oder einen gemischten Character tragen (die übrigen Reptilien, Fig. 206 C).

Die Herzklappen haben in der Reihe der Reptilien eine bedeutende Reduction erfahren, denn es handelt sich sowohl an der Atrio-Ventriculargrenze, als auch am Ursprung der Aorten und der A. pulmonalis stets nur um eine einzige Reihe von Klappen, und dies gilt von nun an auch für alle übrigen Amnioten. (Vergl. auch die Fig. 199 *A—D*).

Vögel und **Säuger.** Hier ist die Scheidung der Atrien und der Ventrikel stets eine vollkommene und nirgends findet mehr eine Mischung des arteriellen und venösen Blutes statt. Die Ventrikel spielen von jetzt ab durch stärkere Entfaltung den Atrien gegenüber die Hauptrolle und ihre Muskulatur ist äusserst compact und sehr stark entwickelt. Dies gilt insbesondere für den linken Ventrikel, der an seiner Innenwand mächtige Papillarmuskeln entwickelt, und um den der von einer viel dünneren Muskelwand begrenzte Ventrikel halbmondförmig gleichsam herumgebogen ist (Fig. 207 B, *Vd, Vg*).

Wie bei Säugethieren, so nimmt auch bei den Vögeln das rechte Atrium durch die obere und untere Hohlvene das Körpervenenblut, sowie das eigene Blut des Herzens, die Vena coronaria cordis, auf und ist durch eine wohl ausgebildete Klappe vom

---

1) Am weitesten nach vorne treffen wir es zeitlebens bei Lacertiliern und Cheloniern; viel weiter nach hinten liegt es bei den Amphisbaenen, Schlangen und Crocodiliern.

2) Auch hier existirt noch eine kleine Communicationsöffnung zwischen beiden Ventrikeln, das Foramen Panizzae. Nicht weit davon entfernt liegt, ähnlich wie bei Schildkröten, zwischen dem Ursprung der linken Aorta und der Lungenarterie ein kleiner Hyalinknorpel.

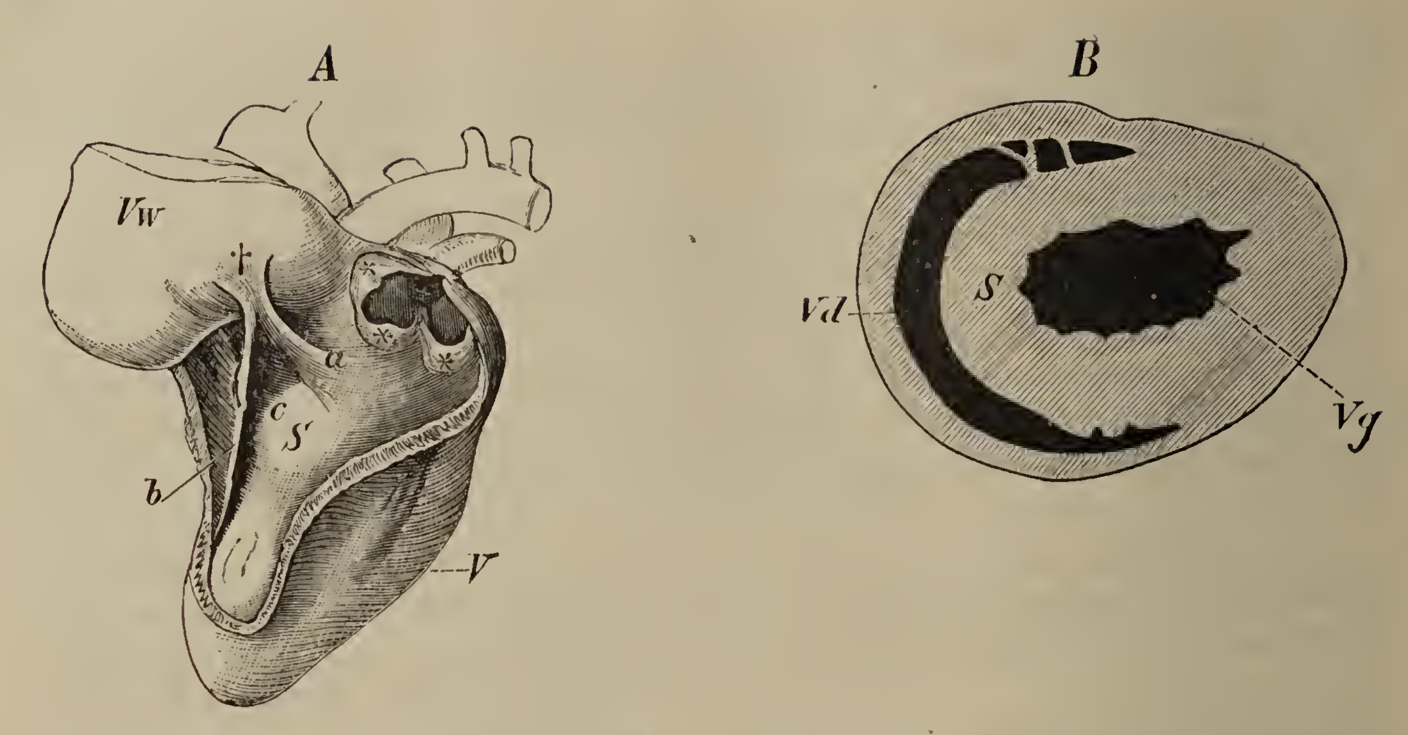


Fig. 207. *A.* Herz des Schwanes mit aufgeschnittenem rechtem Ventrikel. *Vw* Vordere Ventrikelwand zurückgeschlagen, wodurch die mit zwei Muskelfalten (*a* und *b*) entspringende Atrioventricularklappe gespannt wird, † Ihr Insertionspunkt an der vorderen Ventrikelwand, *c* Eingang in das Ostium atrio-ventriculare, *S* Septum ventriculorum, * * * Die drei Semilunarklappen der A. pulmonalis, *V* Linker Ventrikel.

B. Querschnitt durch den rechten (*Vd*) und den linken (*Vg*) Herzventrikel von Grus cinerea. *S* Septum ventriculorum.

rechten Ventrikel abgegrenzt. Letztere (Fig. 207 *A*, *a, b, c*, †) zeigt übrigens in ihrer zeltartigen Configuration bei Vögeln ein Verhalten, das sich auf die Säugethiere nicht fortsetzt. Bei diesen entwickelt sich vielmehr an derselben Stelle eine aus drei Zipfeln bestehende Klappe (Valvula tricuspidalis), welche mit sehnigen Fäden an der Herzwand befestigt ist. Worin aber beide wieder übereinstimmen, das ist erstens der Besitz von je drei halbmondförmigen, taschenartigen Klappen am Ursprung der A. pulmonalis und Aorta (Fig. 207 *A*, ***), und zweitens die aus zwei membranösen Klappen bestehende Valvula bicuspidalis an der Atrio-Ventriculargrenze des linken Herzens.

Was die aus dem Herzen entspringenden, grossen Gefässe betrifft, so unterscheiden sich die Vögel dadurch von den Säugern, dass bei den ersteren der (vierte) rechte, bei letzteren aber der linke Arterienbogen zum Aortenbogen und dass sein Gegenstück auf der andern Seite jeweils zur Arteria subclavia wird. Also handelt es sich hier wie dort stets nur um eine einzige, unpaare Radix Aortae.

Der hinterste Gefässbogen wird bei Vögeln und Säugern — und darin liegt bekanntlich eine Uebereinstimmung mit Amphibien und Reptilien — zum System der Arteria pulmonalis.

Bezüglich der genaueren Verhältnisse, wie namentlich der Bildungsgeschichte des Säugethierherzens, wobei es sich anfänglich um eine offene Communication zwischen beiden Atrien, d. h. um ein durch das Foramen ovale erfolgendes Ueberströmen des

Blutes der unteren Hohlvene in den linken Vorhof handelt, muss ich auf die Lehrbücher über Entwicklungsgeschichte verweisen.

Was die Ursprungsverhältnisse der Carotiden und Subclavien aus dem Aortenbogen betrifft, so herrschen bei den Säuge-

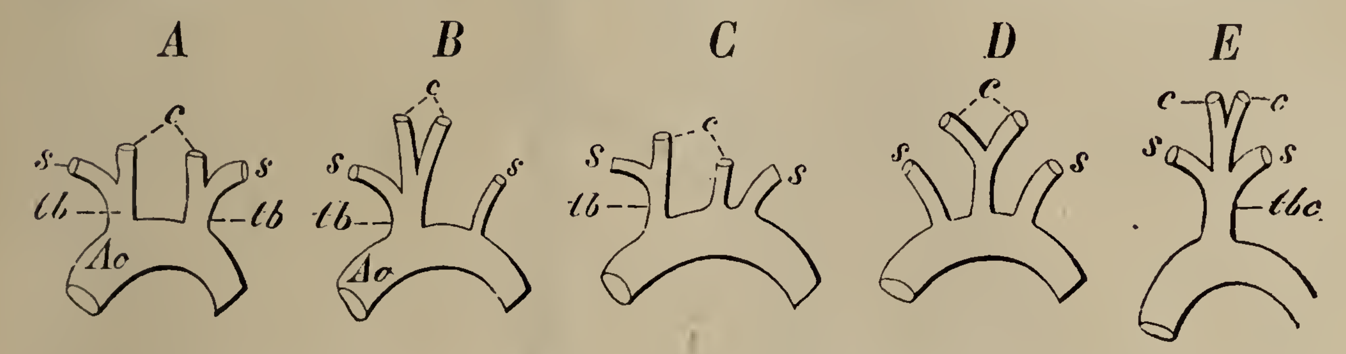


Fig. 208. Fünf verschiedene Modificationen der aus dem Arcus Aortae entspringenden grossen Gefässe.

Ao Aortenbogen, *tb* Truncus brachio-cephalicus, *tbc* Truncus brachio-cephalicus communis, *c* Die Carotiden, *s* Arteriae subclaviae.

thieren sehr grosse Verschiedenheiten, welche im Wesentlichen darin bestehen, dass die betreffenden Gefässe getrennt entstehen, oder in den allermannigfachsten Verbindungen miteinander getroffen werden. So kann es sich, je nach den verschiedenen Thiergruppen, jederseits um einen Truncus brachiocephalicus (Fig. 208 *A*), oder um einen unpaaren Truncus brachiocephalicus communis *(E)*, oder endlich um einen gemeinsamen Carotidenstamm und einen jederseits getrennten Ursprung der Subclaviae *(D)* etc. etc. handeln.

Arteriensystem.

Schon mehrfach wurde darauf hingewiesen, dass es sich bei allen Wirbelthieren um ein grosses, subvertebral gelegenes, in der Längsaxe des Körpers verlaufendes Gefäss, die Aorta handelt (Fig. 196, 201 *A*), und dass letzteres aus dem Zusammenfluss der Kiemengefässe hervorgeht. Aus letzteren bilden sich aber auch die für den Hals und den Kopf bestimmten Carotiden, eine innere, welche das Blut zur Ernährung des Gehirns d. h. hauptsächlich nach der Schädelhöhle führt, und eine äussere, welche sich an der äusseren Kopffläche, dem Gesicht, der Zunge und an den Kaumuskeln verbreitet.

Die für die vordere Extremität bestimmte Subclavia zeigt einen sehr unbeständigen, bald symmetrischen, bald unsymmetrischen Ursprung. Sie entsteht entweder noch im Bereich der Kiemengefässe, oder aus den Aortenwurzeln, oder auch erst aus dem Aortenstamm (Fig. 196 *Sb*, 209 *Sc*).

Auf die freie Extremität übertretend wird sie zur A. axillaris und weiterhin zu der Arterie des Oberarmes, A. brachialis. Diese endlich zerfällt in zwei für den Vorderarm bestimmte Zweige, die A. radialis und ulnaris, aus welchen in der Vola manus der hohe und tiefe Hohlhandbogen, sowie die Fingerarterien hervorgehen.

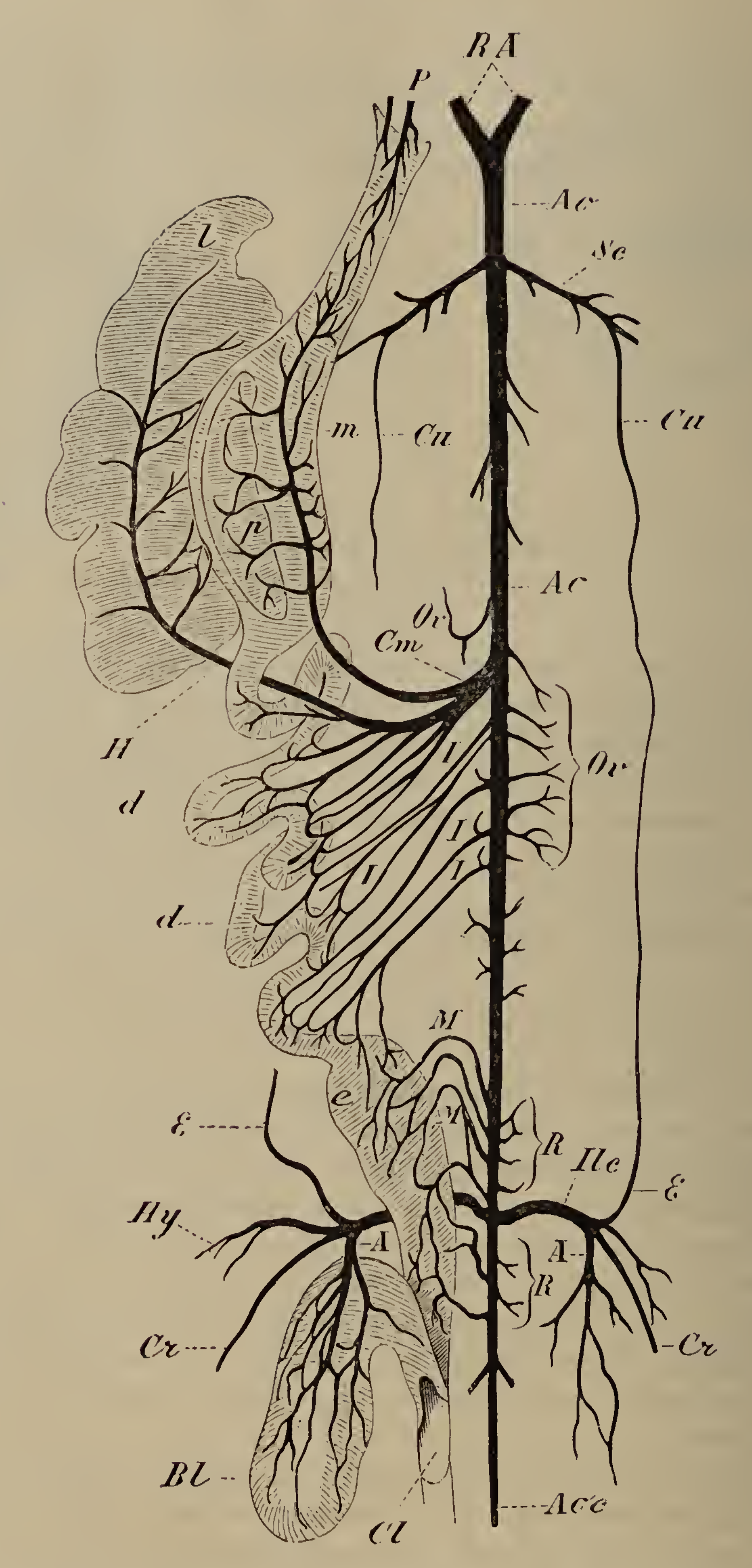


Fig. 209. Das arterielle Gefässsystem von Salamandra maculosa. *RA* Radix Aortae, *Ao Ao* Aorta, *Sc* A. subclavia, aus welcher die A. cutanea (*Cu*) entspringt; letztere anastomosirt nach hinten zu mit der A. epigastrica *E*, *Ov* A. A. ovaricae, *Cm* A. coeliaco-mesenterica, *H* A. hepatica, *I I I* zum Mitteldarm sich begebende A. A. intestinales, *MM* Mastdarm-Arterien, *RR* A. A. renales, *Ilc* A. iliaca communis, *Cr* A. cruralis, *Hy* A. hypogastrica, *AA* Allantoisarterien, *Aoc* Aorta caudalis.

Bezeichnungen des Tract. intestin. *P* Pharynx und Schlund, *m* Magen, *p* Pankreas, *l* Leber, *d d* Dünn- oder Mitteldarm, *e e* Enddarm, *Bl* Harnblase, *Cl* Cloake.

Aus der Aorta, an welcher man eine vordere Abtheilung, die Pars thoracica, und eine hintere, die Pars abdominalis, unterscheiden kann, entspringen die die Leibesdecken, sowie die Brust- und Baucheingeweide versorgenden Arteriae intercostales, lumbales und intestinales. Letztere zerfallen wieder in zwei Hauptgruppen, d. h. in solche, welche für den Tractus intestinalis mit der Milz und die drüsigen Adnexa (Leber, Pankreas) und in solche, welche für das Urogenitalsystem bestimmt sind. Beide unterliegen in ihren einzelnen Gefässen den allergrössten Schwankungen nach Zahl und Stärke. So unterscheidet man bald eine einzige A. coeliaco-mesenterica (Fig. 209 *Cm*), bald eine getrennte Coeliaca und eine oder mehrere Arteriae mesentericae, intestinales etc. etc. Aehnlich verhält es sich mit den Arteriae renales und genitales.

Das Endstück der Aorta abdominalis, welches häufig in den von den unteren Wirbelbogen gebildeten Canal zu liegen kommt, wird A. caudalis (Fig. 209 *Aoc*) genannt und steht bezüglich seiner Entwicklung selbstverständlich in gerader Proportion zur Stärke des Schwanzes. Wo letzterer, wie z. B. bei den Anthropoiden und dem Menschen, rudimentär wird, spricht man von einer Arteria sacralis media und im letzteren Fall erscheint die Aorta ihrer Hauptmasse nach nicht mehr durch jene, sondern durch die in der Beckengegend abgehenden Arteriae iliacae (Fig. 209 *Ilc*) fortgesetzt.

Diese grossen Gefässe zerfallen in eine, aus den embryonalen Allantoisarterien hervorgegangenen, für die Beckeneingeweide bestimmte Iliaca interna s. A. hypogastrica und in eine für die hintere Extremität bestimmte Iliaca externa s. A. cruralis (Fig. 209 *Ilc, Hy, Cr*). Letztere kann auch durch eine auf der Rückseite des Beckens austretende A. ischiadica ersetzt werden (Vögel).

An der freien Extremität kommt es dann zu einer Verzweigung der Hauptschlagader, welche im Allgemeinen den uns von der vorderen Extremität her schon bekannten Verhältnissen entspricht.

Venensystem.

Das Venensystem macht in seiner Entwicklung die mannigfachsten Phasen durch und auch hiefür findet das biogenetische Grundgesetz die ausgedehnteste Anwendung.

Die Cardinalvenen, welche sich in die Ductus Cuvieri ergiessen, sind uns bereits bekannt geworden und ich will nur darauf hinweisen, dass zwischen das hintere Paar und die Caudalvene bei Fischen ein Nierenpfortader-Kreislauf eingeschoben ist. Aehnlich verhält sich der Gefässapparat, der das venöse Blut des Darmcanales, des Pankreas und der Milz durch die Capillarität der Leber hindurch in die Venae hepaticae und von hier aus in die untere Hohlvene und zum rechten Herzen führt (Leberpfortader-Kreislauf).

Von den Amphibien an tritt das System der unteren Hohlvene, welche das Blut zunächst aus den Nieren, weiterhin aber auch aus

den unteren Extremitäten und aus dem Becken bezieht, immer mehr in den Vordergrund. Dagegen tritt das System der hinteren Cardinalvenen zurück und wird durch jenes gewissermassen abgelöst.

Von den Vögeln an tritt kein Nierenpfortaderkreislauf mehr auf, das Leberpfortadersystem aber persistirt bis zum Menschen hinauf.

Aus den beiden vorderen Cardinalvenen bildet sich die Vena cava superior dextra und sinistra resp. die Venae jugulares. Beide oberen Hohlvenen bleiben bei den Aplacentalia, sowie bei vielen Nagern und Insektenfressern das ganze Leben bestehen, bei andern aber bildet sich das Gefäss der linken Seite grösstentheils zurück und aus diesem Vorgange ist es auch zu erklären, warum die linke Azygos ihre Verbindung mit der linken oberen Hohlvene aufgiebt und sich als Hemiazygos durch Queranastomosen mit der Azygos dextra in Verbindung setzt.

Wundernetze.

Darunter versteht man den plötzlichen Zerfall eines venösen oder arteriellen Gefässes in ein Büschel feiner Aeste, die unter einander anastomosirend, schliesslich in ein Capillarnetz sich auflösen oder nach ihrer Auflösung wieder zu einem grösseren Gefässe confluiren. Im ersteren Fall spricht man von einem unipolaren, im letzteren von einem bipolaren Wundernetz. Handelt es sich nur um Arterien, oder nur um Venen, so hat man es mit einem Rete mirabile simplex, bei Mischung beiderlei Gefässe aber mit einem Rete mirabile duplex zu schaffen.

Die Wundernetze haben immer eine Verlangsamung des Blutstromes und dadurch eine Veränderung der Diffusionsverhältnisse zum Ziele. Sie finden sich äusserst zahlreich in der ganzen Wirbelthierreihe und zwar an den allerverschiedensten Stellen des Körpers, wie z. B. in den Nieren, wo ihre soeben skizzirte physiologische Aufgabe am klarsten hervortritt; ferner an den Augenästen der Carotis interna, in der Pseudobranchie der Fische, im Bereich der Intercostalarterien der Cetaceen, an der Pfortader, an den Gefässen der Schwimmblase der Fische etc. etc.

Lymphgefässsystem.

Bei den Anamnia, also bei Fischen und Amphibien, sowie bei Reptilien sind die Lymphbahnen z. gr. Th. an die grossen Blutbahnen resp. an den Bulbus arteriosus und den Herzventrikel geknüpft, d. h. sie bilden, im adventitiellen Gewebe liegend, Scheiden um dieselben. Ausserdem aber finden sich auch bei Fischen schon zahlreiche, selbständige Lymphgefässe, welche von einem Capillarnetz unter der Haut entspringen und sich in den Ligamenta intermuscularia und namentlich an der Basis der Flossen verbreiten. Besonders reich mit Lymphbahnen ausgestattet ist der Tractus intestinalis und überhaupt das ganze Eingeweidesystem der Rochen

und Haie. Ferner besitzen die Plagiostomen eine Unmasse kleiner, mit feinen Venennetzen communicirender Lymphherzen. Diesen begegnen wir auch bei Amphibien, Reptilien und Vögeln, allein nur in geringer Anzahl, entweder nur am hinteren Leibesende zwischen Becken und Steissbein oder auch noch, wie z. B. bei Fröschen, zwischen den Querfortsätzen des dritten und vierten Wirbels. Ihre Wand ist, der eingelagerten Muskeln wegen, rhythmischer Contractionen fähig. Bei Säugethieren ist nichts Derartiges nachzuweisen.

Ausnehmend grosse, lacunäre Lymphräume finden sich unter der Haut der ungeschwänzten Amphibien, die dadurch leicht verschiebbar und vom Körper abhebbar erscheint. Diese subcutanen Lymphsäcke stehen mit den Rumpflymphsäcken des Cavum peritoneale in offener Verbindung.

Unter den letzteren spielt bei Fischen und Amphibien der subvertebrale Lymphraum eine grosse Rolle. Er umhüllt die Aorta und steht mit dem im Gekröse liegenden (mesenterialen) Lymphraum, in welchen die Lymphgefässe des Darmes münden, in Verbindung. Bei Fischen liegt auch innerhalb des Wirbelrohres noch ein grosser lymphoider Längsstamm.

Je höher man nun in der Thierreihe emporsteigt, desto häufiger begegnet man Lymphbahnen mit selbständiger Wandung, und so unterscheidet man von den Vögeln an einen praevertebral gelagerten, grossen Längsstamm, den Ductus thoracicus. Dieser beginnt bei den Säugethieren in der Lendengegend häufig mit einer sinuösen Erweiterung (Cisterna chyli) und nimmt die Lymphe der hinteren Extremitäten, des Beckens, des Urogenitalsystemes und die Chylusgefässe des Darmes auf. Nach vorne ergiesst er sich in die linke Vena brachio-cephalica und bei Sauropsiden auch in die rechte. In dieselbe Vene ergiesst sich von vorne her der Lymphstrom des Kopfes, des Halses und der vorderen Extremitäten.

Die Lymphgefässe der Vögel und Säuger sind, wie das venöse System, mit Klappen ausgerüstet, die ihrer Anordnung gemäss eine bestimmte Richtung des Lymphstromes garantiren und andrerseits eine Rückstauung desselben verhüten.

Wie das Blut, so besteht auch die Lymphe aus zwei Bestandtheilen, nemlich aus Flüssigkeit (Plasma) und zelligen Elementen (Lymphkörperchen, Leukocyten). Letztere sind uns im Capitel über den Tractus intestinalis schon einmal begegnet und ich habe dort auf ihre grosse physiologische Bedeutung hingewiesen. Wie sie nun dort von den solitären Follikeln und den Peyer'schen Plaques aus durch die Mucosa hindurch in's Darmlumen hereinwandern, so thun sie dies auch von den sogenannten **Tonsillen** aus. Diese kommen, wie es scheint, nur den Säugern zu und bestehen aus einem paarigen, jederseits am Isthmus faucium, d. h. am Uebergang der Mund- in die eigentliche Rachenhöhle liegenden Organ, an dem man eine bindegewebige (adenoide) Grundsubstanz mit Infiltrationen von Lymphkörperchen, welche sich zu sogenannten Follikeln ordnen, unterscheiden kann.

Eine sehr ausgedehnte Rolle spielt das lymphoide Gewebe in der Leibeshöhle der Fische und Amphibien. Es findet sich hier, ganz abgesehen vom Darmcanal, in starker Anhäufung in der Umgebung der Urogenitaldrüsen, welch' letztere oft ganz darin eingepackt liegen (Dipnoër). Dahin gehören auch der sogen. „Fettkörper" der Amphibien und Reptilien, sowie die lymphoiden Gewebsmassen am Störherzen. Endlich ist vielleicht auch die sogen. „Winterschlafdrüse" gewisser Nager hieherzurechnen.

Eine innigere Vereinigung solcher Follikel führt dann zu jenen Bildungen, die man als **Lymphdrüsen** bezeichnet. Sie liegen stets in den Lauf eines Lymphgefässes eingeschaltet, so dass man ein Vas afferens und efferens unterscheiden kann. Wahrscheinlich treten sie erst bei Vögeln auf und finden sich namentlich bei Säugethieren, wo sie an den verschiedensten Körperstellen vorkommen, massenhaft und in den verschiedensten Grösseverhältnissen.

In allernächster Verwandtschaft zu ihnen steht die Milz, die fast sämmtlichen Wirbelthieren zukommt. Sie liegt häufig in der Nähe des Magens, doch wird sie hie und da auch an andern Stellen des Tractus intestinalis, wie z. B. am Beginne des Enddarmes (Anuren, Chelonier) getroffen.

Bei beiden Apparaten, bei den Lymphdrüsen, wie bei der Milz, handelt es sich um die Erzeugung von Lymphzellen, doch hat man bis jetzt in das eigentliche, physiologische Verhalten noch keine vollkommen klare Einsicht. Bezüglich des feineren Baues muss ich auf die histologischen Lehrbücher verweisen.

Litteratur. E. V. Boas, *Vergl. dessen zahlreiche Abhandlungen über das Gefässsystem der Fische und Amphibien in: Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880, Bd. VII. 1881 und Bd. VIII. 1882.* H. Rathke, *Ueber die Entwicklung der Arterien, welche bei den Säugethieren von den Bogen der Aorta ausgehen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843.* Rusconi, *Hist. nat., développement et métamorphose de la Salamandre terrestre. 1854.* Ph. Stöhr, *Conus arteriosus der Selachier und Ganoiden. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.* Mascagni, *Prodome d'un ouvrage sur le système des vaisseaux lymphatiques. Sienne 1784.* Derselbe, *Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et iconographia. Senis 1787.* W. Müller, *Ueber den feineren Bau der Milz. Leipzig 1865.* J. Müller, *Ueber die Lymphherzen der Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1854.* Ph. C. Sappey, *Études sur l'appareille mucipare et sur le système lymphatique des poissons. Paris 1880.*

(Vergl. auch die Lehrbücher der menschl. Anatomie, wo sich z. Th. weitere Litteraturangaben finden).

I. Organe des Harn- und Geschlechtssystems.

Der Harn- und Geschlechtsapparat sämmtlicher Wirbelthiere entsteht im Bereich der dorsalen Körperwand, rechts und links von der Wirbelsäule.

Es handelt sich zunächst um einen paarigen, ungegliederten, parallel der Körperlängsaxe verlaufenden Gang, welcher sowohl an seinem Vorderende, als auch an andern Stellen seines Verlaufs, durch trichterartige, von Wimperzellen ausgekleidete Oeffnungen mit dem Leibesraum in offener Verbindung steht. Jener Gang, welcher an seinem Hinterende in die Cloake durchbricht, wird als **Vornierengang** und das System der ihn mit dem Coelom verbindenden Quercanälchen als **Vorniere** bezeichnet (Pronephros).

Dieses zuerst auftretende Nierensystem ist bis jetzt nur bei Fischen und Amphibien mit Sicherheit nachgewiesen und auch bei diesen hat es meist nur eine transitorische Bedeutung. Dies gilt jedoch nur für die Quercanälchen, d. h. nur für die Vorniere und nicht für den Vornierengang. Letzterer persistirt und wird als **primitiver Urnierengang** zum Ausführungsgange eines zweiten, zeitlich später auftretenden Nierensystems, der **Urniere** (Mesonephros). Diese besteht ebenfalls aus segmental angeordneten, quer zur Körperlängsaxe gerichteten, mit Wimpertrichtern versehenen Canälchen, welche als Sprossen vom Peritonealepithel aus entstehen und sich erst secundär mit ihrem Ausführungsgang in Verbindung setzen (Fig. 210 *A—C*).

Bei jedem Canälchen der Vorniere wie der Urniere handelt es sich, wie ein Blick auf die Figur 210 A zeigt, um folgende Hauptabschnitte: 1) um eine trichterartige, von Wimperepithel ausgekleidete Communicationsöffnung mit der Leibeshöhle (**Segmentaltrichter, Nephrostom,** Figur 210 A, *ST*), 2) um einen arteriellen, in der sogenannten Bowman'schen Kapsel liegenden, d. h. in die Canalwand eingestülpten Gefässknäuel (**Glomerulus**) (**Malpighi'sches Körperchen,** *M*), 3) um einen gewundenen **Drüsenschlauch** (*DS*) und 4) endlich, um ein den letzteren mit dem Sammelgang in Verbindung setzendes **Endstück** (*ES*).

Somit werden bei diesem primitiven Nierensystem zwei Funktionen in Betracht kommen, einmal eine Ableitung von Coelomflüssigkeit und dann vor Allem eine Ausscheidung von Stoffen der regressiven Metamorphose, wobei die Epithelien auswählend verfahren.

Dieses zweite Nierensystem, die Urniere, spielt bei den Anamnia die allergrösste Rolle; während es aber bei den meisten Fischen lediglich als Harnsystem bestehen bleibt, geht es bei andern (Mehrzahl der Selachier), wie auch bei allen Amphibien und Amnioten gewisse Beziehungen zum Geschlechtsapparate ein; es wird

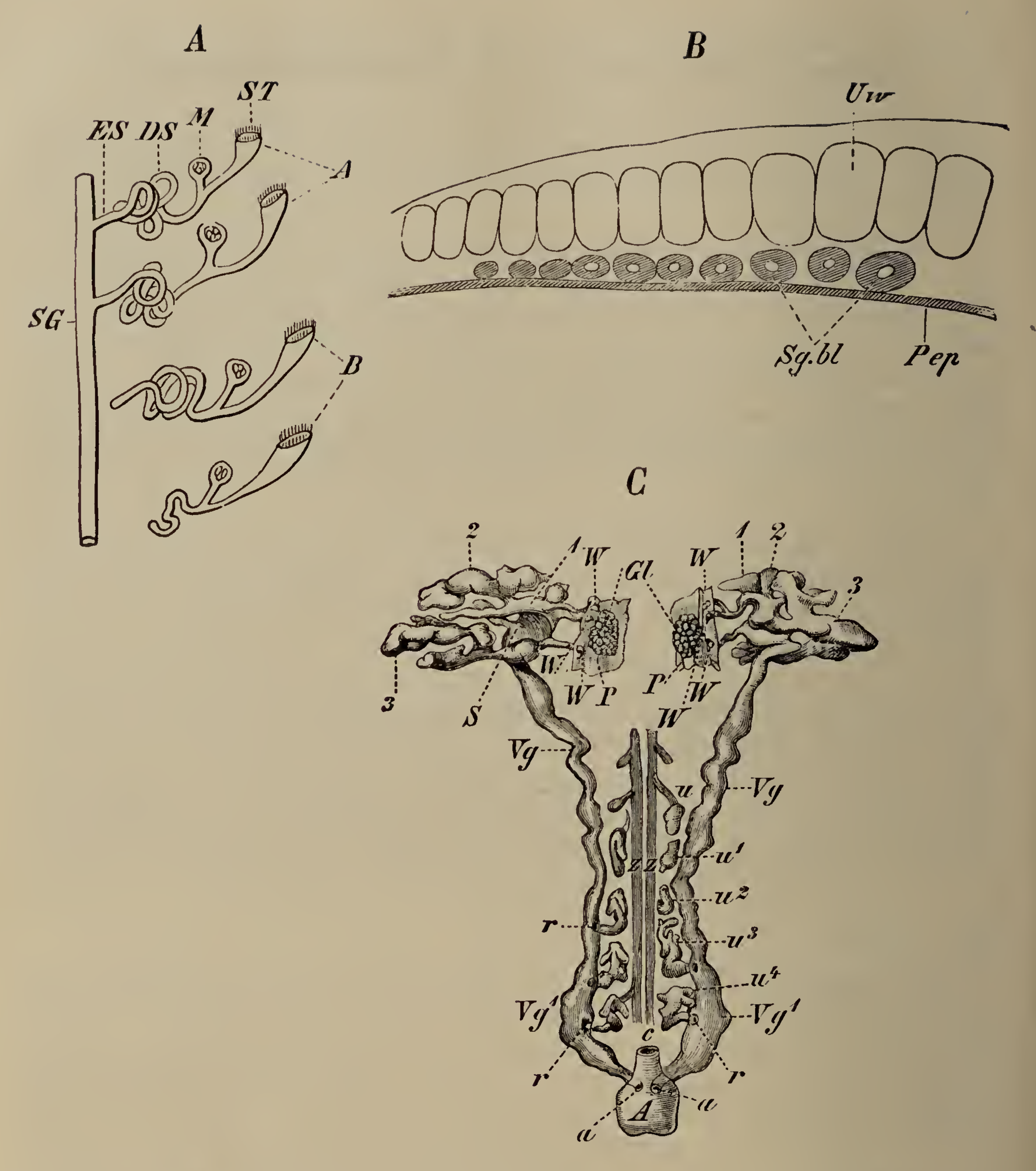


Fig. 210 **A.** Schematische Darstellung der erst secundär erfolgenden Verbindung der Urnierencanälchen mit dem Sammelgang *SG*. Die vorderen zwei bei *A* haben den letzteren schon erreicht, die beiden hinteren (*B*) noch nicht. *ST* Segmentaltrichter, *M* Malpighi'sches Körperchen, *DS* Drüsenschlinge, *ES* Endstück derselben.

B. Sagittalschnitt durch einen Embryo von Lacerta agilis, nach M. Braun. *Pep* Peritoneal-Epithel, *Sg.bl.* Segmentalbläschen, *Uw* Urwirbel.

C. Das gesammte Excretionssystem eines 3 Millim. langen Embryo's von Hylodes Martinicensis. Nach E. Selenka.

A Allantois, *C* stielförmige Communication derselben mit dem Darm, *Gl* Glomerulus der Vorniere, *P* Peritonealepithel, *S* S-förmige vordere Krümmung des Vornierenganges, *Vg* Vornierengang, *W* Wimperfeld des Peritonealepithels, *Z* Urogenitalstränge (Bildungsherde der Urnierenbläschen), 1 2 3 die drei Blindsäcke der rechten und linken Vorniere mit ihren Verzweigungen, *a a* Einmündungen der Vornierengänge in die Allantois, *u* Anlage der vorderen Urnierenbläschen in Form solider Stränge, u^1—u^4 Urnierenbläschen, *r r* Einmündung der Urnierenbläschen in den Vornierengang, welcher dadurch zum primären Urnierengang wird (Vg^1 Vg^1).

zum **Nebenhoden**, zum **Nebeneierstock** und zu andern mehr oder weniger rudimentären Gebilden von untergeordneter Bedeutung. Daneben kann es als bleibendes Harnsystem noch fortbestehen (Selachier, Amphibien) oder erfährt es als solches eine gänzliche Rückbildung (Amnioten), und in diesem Falle bildet sich dann ein drittes Nierensystem, die definitive **Niere** (Metanephros) zusammt dem ebenfalls neu sich bildenden **Harnleiter** (Ureter).

Die **Geschlechtszellen**, d. h. die Ei- und Samenzellen haben durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch einen und denselben Ursprung. Sie differenziren sich aus dem Peritonealepithel. Dieses **„Keimepithel“** entsteht zu beiden Seiten der Urwirbelplatten, der Somiten, und wuchert, indem es ursprünglich einen ganz indifferenten Character besitzt, dorsalwärts in das mesodermale Stroma hinein. Später kommt es dann, je nach beiden Geschlechtern, zu verschiedenen Wachsthumsvorgängen und, wie oben schon erwähnt, zu gewissen Beziehungen zum Urnierensystem. Das Endresultat ist die Bildung einer männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüse, eines **Hodens** und eines **Eierstockes.**

Es erübrigt nun noch, zur Gewinnung eines Gesammtbildes die die Geschlechtsproducte ausführenden Canäle einer kurzen Betrachtung zu unterwerfen.

Bei Cyclostomen und einigen wenigen andern Fischen fallen die Geschlechtsproducte einfach in die Bauchhöhle und werden von dort aus durch die Pori abdominales entleert. Dies ist als das ursprünglichste Verhalten anzusehen.

Bei allen übrigen Vertebraten kommt es im weiblichen Geschlecht zur Anlage eines Canales, den man als **Müller'schen Gang** bezeichnet. Er entsteht entweder durch eine Abspaltung vom primitiven Urnierengang (Selachier, Amphibien) oder legt er sich in Form einer Peritonealeinstülpung selbständig neben dem letzteren an (Amnioten).

Im ersteren Fall dient der übrig bleibende Rest, der sogenannte **secundäre Urnierengang**, beim Männchen als **Harnsamenleiter (Leydig'scher Gang)**, beim Weibchen dagegen nur als **Harnleiter** (Fig. 213 ***A, B***, *lg, lg* (*Ur*).

Im zweiten Fall wird der gesammte primitive Urnierengang beim Männchen zum **Samenleiter** (Fig. 211 *C, Vd*) **(Wolff'scher Gang oder Vas deferens)**, beim Weibchen dagegen wird er in der Regel rudimentär und heisst dann **Gartner'scher Gang** (Fig. 211 *A, Gg*). Für die Harnableitung dient bei beiden Geschlechtern der oben schon erwähnte, erst in der Reihe der Amnioten auftretende **Ureter** (Fig. 211 *Ur*).

Der Müller'sche Gang (Fig. 211 ***B***, *MG*) differenzirt sich beim Weibchen in drei Abschnitte: in den Eileiter (Tuba), den Fruchthälter (Uterus) und die zur Ausstossung der Frucht, sowie zur Copulation dienende Scheide (Vagina) (Fig. 211 *A, Od, Ut, Vg*). Der Oviduct öffnet sich in der ganzen Wirbelthierreihe mit trichterartiger, von Wimperepithel ausgekleideter Oeffnung

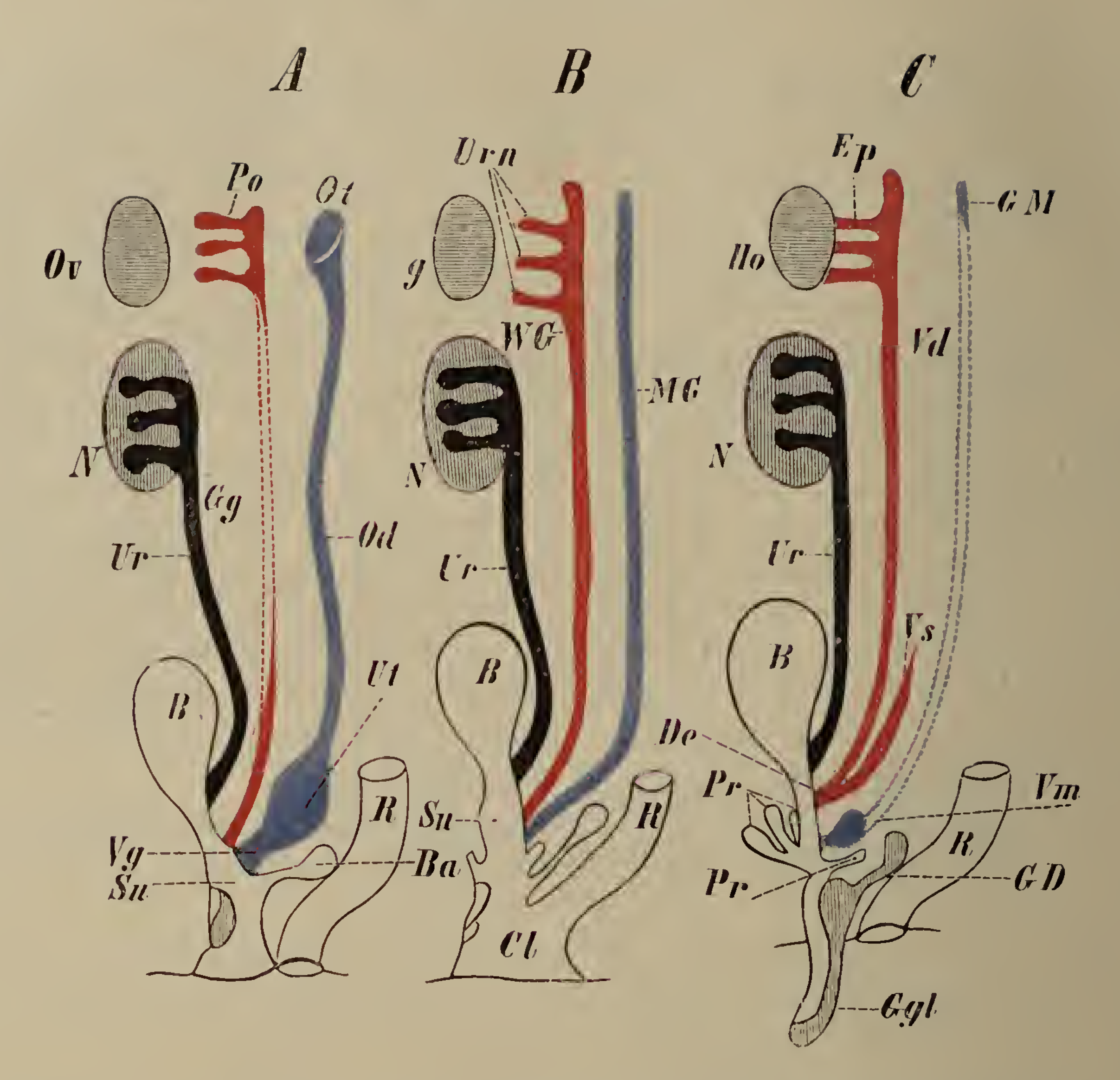


Fig. 211. Schematische Darstellung der gegenseitigen Verhältnisse des weiblichen und männlichen Geschlechtssystems bei den höheren Wirbelthieren. Nach Huxley.

A Weibliche Organe.

B Indifferentes Entwicklungsstadium.

C Männliche Organe.

MG (*Od*) Müller'scher Gang, *Ut* Uterus, *Ot* Ostium tubae, *Vg* Vagina, *Vm* Vagina masculina (Uterus masculinus), *GM* Gestielte Morgagni'sche Hydatide, *WG* Wolff'scher Gang, *Gg* Gartner'scher Gang, *Vd* Vas deferens, *De* Ductus ejaculatorius, *Vs* Vesicula seminalis, *Urn* Urniere, *Po* Parovarium, *Ep* Epididymis, *g* Geschlechtsdrüse, *Ov* Ovarium, *Ho* Hoden, *N* Niere, *Ur* Ureter, *B* Harnblase, *Su* Sinus urogenitalis, *Cl* Cloake, *Ba* Bartholini'sche Drüse, *GD* Cowper'sche Drüse, *Pr Pr* Prostata, *R* Rectum, *Ggl* Geschlechtsglied.

frei in die Bauchhöhle. Dieses Ostium abdominale tubae (Fig. 211 *A*, und 213 *Ot*) stellt bei allen Amnioten, wo sich die Nephrostomen nicht einmal mehr in embryonaler Zeit anlegen, die einzige Verbindung dar zwischen der Leibeshöhle und der Aussenwelt.

Im männlichen Geschlecht legt sich zwar überall auch der Müller'sche Gang an, allein er spielt keine bedeutende Rolle, sondern gehört in die Reihe der rudimentären Organe. Ich werde hierauf, sowie auf die Begattungsorgane in einem späteren Capitel etwas näher eingehen und wende mich jetzt zur speciellen Besprechung des Harnapparates.

Harnorgane.

Fische. Beim Amphioxus ist ein Harnapparat bis jetzt nicht nachgewiesen, es erscheint aber nicht unmöglich, dass gewisse modificirte Stellen des Bauchfellepithels die stickstoffhaltigen Umsetzungsproducte der Körpersubstanz an das durch die Kiemenspalten in die Bauchhöhle austretende Wasser abgeben.

Die Myxinoiden besitzen zeitlebens eine als Harnsystem funktionirende Vorniere mit reichlichen peritonealen Mündungen und einer beschränkten Zahl von Glomeruli.

Bei Petromyzonten bleiben von der in der Larvenperiode (Ammocoetes) bestehenden Vorniere nur geringe Reste übrig, während die Urniere mit dem primären Urnierengange in Wirkung tritt.

Bei den Teleostiern kann die Vorniere als bleibender Harnapparat persistiren, weit häufiger aber tritt die Urniere an ihre Stelle und diese stellt, dorsalwärts zwischen Wirbelsäule und Schwimmblase gelagert, ein schmales Band von wechselnder Ausdehnung dar. Secundäre Verwachsungen zwischen den Organen beider Seiten sind nicht selten.

Der Harnleiter ist wahrscheinlich im Sinne eines primären Urnierenganges zu deuten und kann mehr oder weniger frei, oder auch in's Nierenparenchym eingebettet liegen. Nach hinten zu fliessen die Harnleiter in der Regel zusammen und blähen sich zu einer Art von Harnblase auf, die aber selbstverständlich mit dem gleichnamigen, früher schon geschilderten Organ (Allantois) der Amphibien und Amnioten nichts zu schaffen hat. Das Endrohr der Blase mündet meistens hinter dem After, entweder getrennt für sich, oder zusammen mit den Geschlechtsgängen, in einem Porus oder auf einer Papilla uro-genitalis aus.

Von einer Abgliederung des primären Urnierenganges in einen secundären Urnieren-, sowie in einen Müller'schen Gang ist bei Teleostiern bis jetzt Nichts nachgewiesen, wohl aber ist dies bei Selachiern der Fall und dadurch zerfällt hier die Urniere in einen vorderen und hinteren Abschnitt. Ersterer setzt sich beim Männchen mit der Geschlechtsdrüse in Verbindung und entsendet seine Canälchen ohne Weiteres in den secundären Urnierengang, letzterer dagegen, als reines Harnsystem persistirend, entleert sein Secret durch Vermittlung von Harnleitern in den secundären Urnierengang, wodurch dieser zugleich als Harn- und Samenleiter fungirt.

Beim Weibchen steht die Geschlechtsdrüse in gar keiner Beziehung zum secundären Urnierengang und die Eier werden durch den Müller'schen Gang entleert. (Zur genaueren Orientirung über diese Verhältnisse verweise ich auf die das Urogenitalsystem der Urodelen darstellende Figur 213 ***A***, ***B***).

Die Niere (Urniere) besteht, wie oben schon angedeutet, in der Regel aus einem schlankeren, vorderen und einem breiteren, hinteren und mittleren Abschnitt. Häufig weist der eingekerbte Aussenrand auf

eine ursprünglich segmentale Anlage des Organes hin und damit stimmen auch die in der Foetalzeit auftretenden Nephrostomen überein. Später verwischt sich der segmentale Character, indem die Nierentrichter bei erwachsenen Thieren ausnahmslos in viel geringerer Zahl vorhanden sind, als die auf die Leibeshöhle entfallenden Wirbel. Dabei unterliegen sie zahlreichen Zahl- und Grösse-Schwankungen, je nach verschiedenen Gattungen, oder sogar nach verschiedenen Individuen.

Was das Harnsystem der Ganoiden betrifft, so scheinen hier bei Sturionen manche Anklänge an die Verhältnisse der Selachier zu bestehen, allein zur Feststellung des genaueren Thatbestandes sind noch weitere Untersuchungen nöthig. Dies gilt namentlich auch für die Dipnoër und die Knochenganoiden, bei welch' letzteren wir Uebergänge zum Harnsystem der Teleostier erwarten dürfen.

Amphibien. Die ursprünglichsten Verhältnisse treffen wir bei den Gymnophionen, wo die Nieren (Fig. 212, zwischen *Mg*

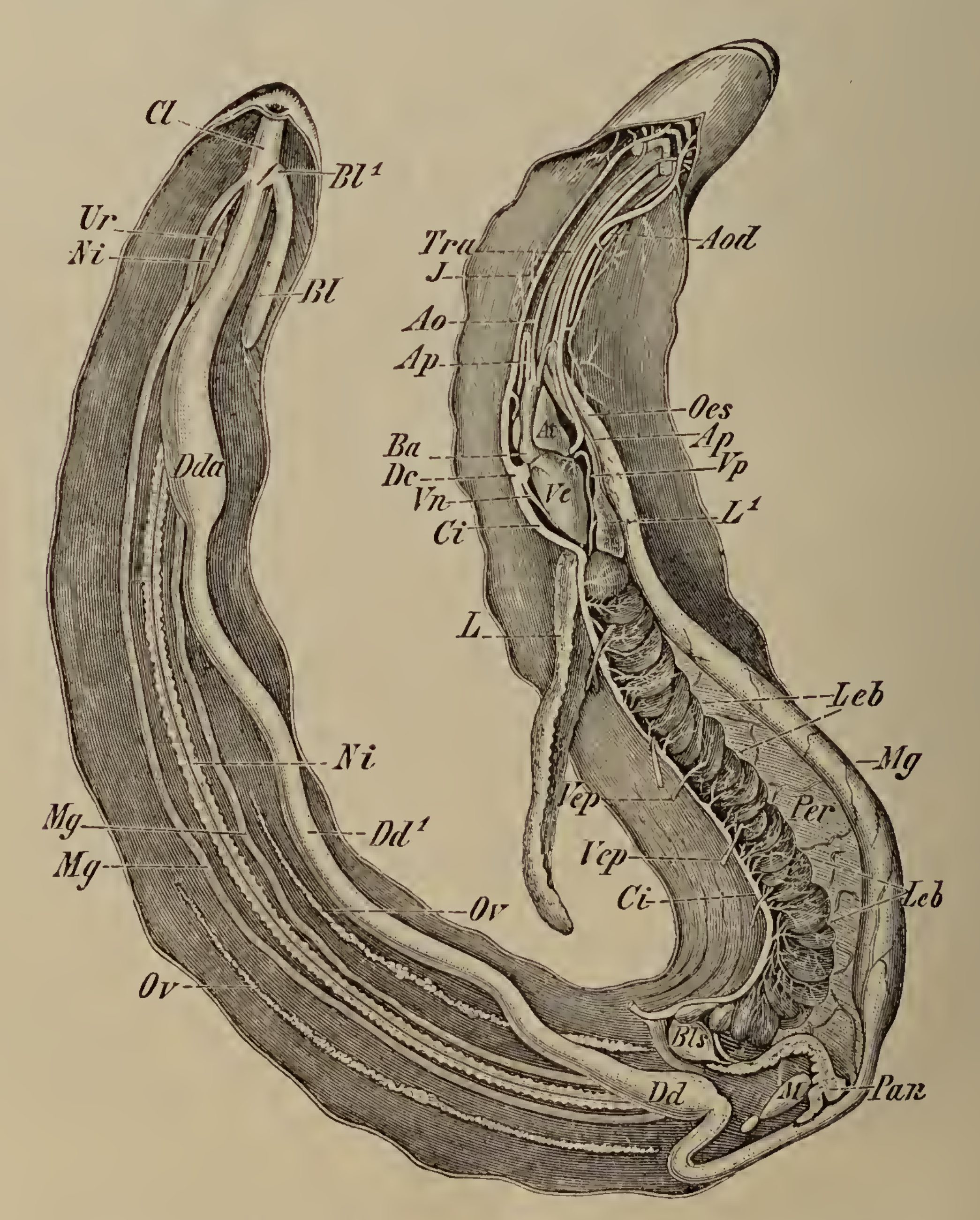


Fig. 212. Der gesammte Situs viscerum von Siphonops annulatus (♀). Die Körperdecken sind in der ventralen Mittellinie geschlitzt und nach beiden Seiten auseinandergelegt.

Tractus intestinalis: *Oes* Oesophagus, *Mg* Magen, *Dd* *Dd*[1] Mitteldarm, *Dda* Enddarm, *Cl* Cloake, *Bl* *Bl*[1] der vordere grössere und der hintere kleinere Zipfel der Harnblase, *Leb* Leber, *Bls* Gallenblase, *Pan* Pankreas, *M* Milz, *Per* Peritoneum (Ligamentum gastro-hepaticum).

Urogenitalorgane: *Ov* *Ov* Ovarien, *Mg* *Mg* Müller'sche Gänge (Oviducte), *Ni* *Ni* Niere, *Ur* Ureter.

Respirationssystem: *L* Rechte, wohl ausgebildete-, *L*[1] linke rudimentäre Lunge, *Tra* Trachea.

Circulationssystem: *Ve* und *At* Ventrikel und Atrium des Herzens, *B* Conus arteriosus, *Ao* Aorta ascendens der rechten Seite; die der linken Seite ist nicht besonders bezeichnet, *Aod* Aorta descendens der linken Seite, *Ap* *Ap* Arteria pulmonalis, *Vp* Vena pulmonalis, *Vn* Vene, welche das Blut aus dem Urogenitalsystem, aus der Muskulatur des Rückens und aus dem Wirbelcanal zum Herzen führt, *J* Vena jugularis, *Ci* Vena cava inferior, *Dc* Ductus Cuvieri, *Vep* *Vep* Vena portarum.

und bei *Ni*) in Form eines langen, schmalen, varicösen Bandes in der Regel vom Herzen bis zum Vorderende der oft lang gestreckten Cloake reichen. Bei genauerem Studium ergibt sich, dass sie aus einzelnen, in embryonaler Zeit rein segmental (d. h. im Sinne der Gliederung der Wirbelsäule) angelegten Knäueln bestehen, an denen man je ein Malpighi'sches Körperchen, einen Peritonealtrichter oder ein Nephrostom, sowie einen Ausführungsgang unterscheiden kann (vergl. Fig. 210 *A*).

Bei erwachsenen Thieren persistirt dieses Verhalten zuweilen im vordersten Nierenabschnitt, während im übrigen Organ durch secundäre Wachsthumsvorgänge später bis zu 20 Trichter in einem einzigen Leibes-Segment getroffen werden. Die Gesammtzahl der Nephrostomen in jeder Niere mag an Tausend oder mehr betragen.

Was den Sammelgang, sowie die Beziehungen des ganzen übrigen Nierensystems zu den Urogenitalorganen betrifft, so stimmen die Gymnophionen mit den übrigen Amphibien principiell überein und wir dürfen hier, worauf ich schon öfters hingewiesen habe, Anknüpfungen an die Selachier erwarten.

Die Nieren der Urodelen und Anuren liegen, wie überall, dorsalwärts in der Leibeshöhle, dort mehr bandartig in die Länge gestreckt, hier mehr gedrungen, kürzer und in ihrer Ausdehnung auf die mittlere Rumpfgegend beschränkt.

Bei den Urodelen zerfallen sie stets in einen vorderen schlankeren und in einen hinteren compacteren Abschnitt. Letzterer wird, da er nur als Harndrüse fungirt (Fig. 213 *N*), als **Beckenniere** bezeichnet, der vordere Abschnitt dagegen stellt den Geschlechtsabschnitt der Niere, oder schlechtweg die **Geschlechtsniere** vor. Dies beruht darauf, dass sich vom Hoden aus samenführende Canälchen (Fig. 213 *A*, *Ho*, *Ve* *Ve*), sogenannte Vasa efferentia, entweder direkt, oder nach vorheriger Bildung eines Sammelganges (†) in das Nierenparenchym einsenken, wo sie in die Harncanälchen einmünden. Diese werden also von dem betreffenden Punkte an, so gut wie der gesammte, am Vorderende der Niere beginnende Leydig'sche Gang, der Harnsamenleiter, von Harn und Samen durchflossen werden (Fig. 213 *A*, *lg*, *a*). Die Hinterenden der

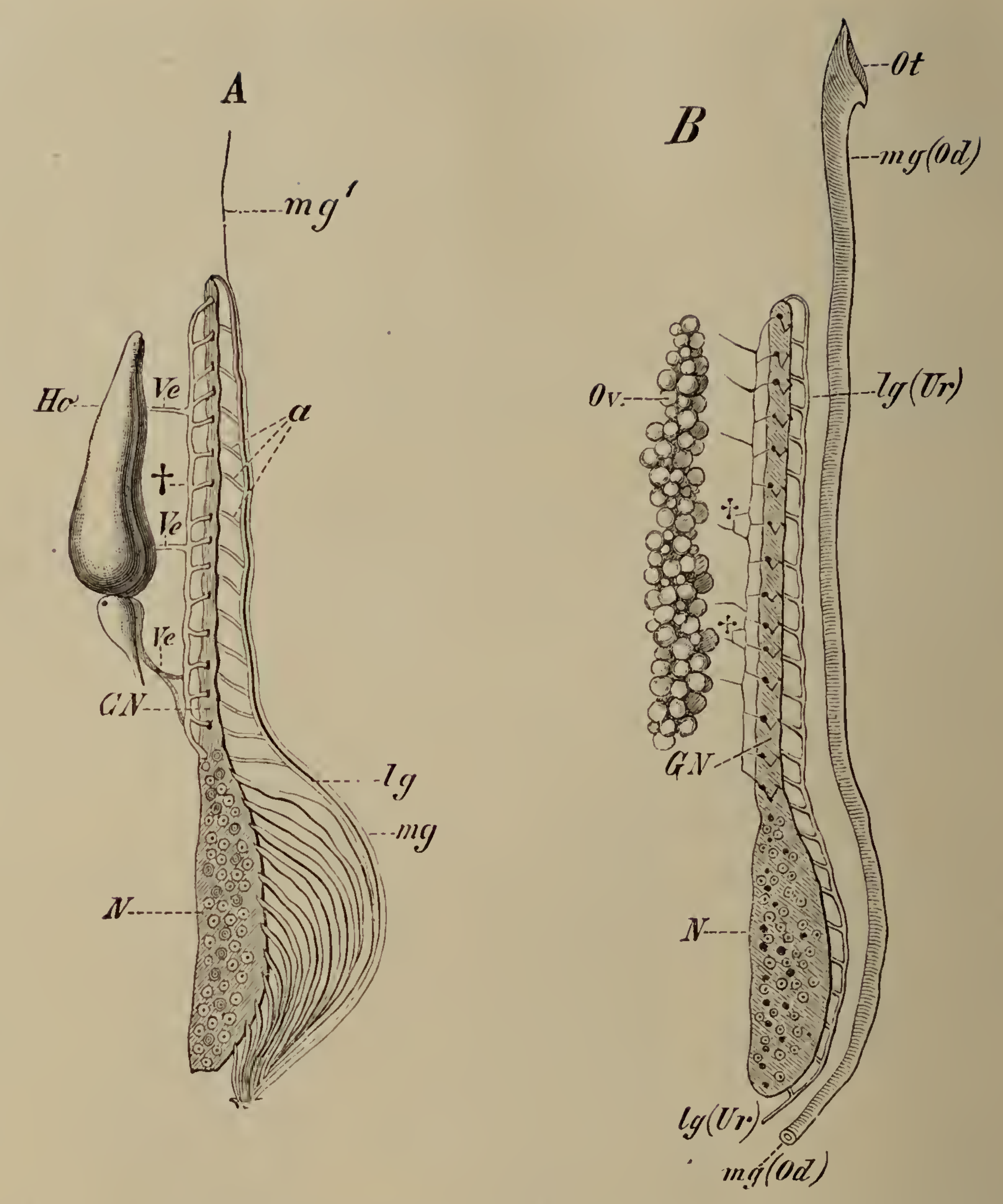


Fig. 213. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen (**A**) und eines weiblichen (**B**) Urodelen, mit Zugrundelegung eines Präparates von Triton taeniatus. Nach J. W. Spengel.

Ho Hoden, *Ve Ve* Vasa efferentia desselben, welche sich in einem Sammelgang † vereinigen, *a* Ausführungsgänge der Harncanälchen, welche sich in den Leydig'schen Gang *lg lg* (Harnsamenleiter) einsenken; letzterer fungirt beim Weibchen (Fig. *B* bei *lg*) einzig und allein als Harnleiter (*Ur*). Das System der Vasa efferentia und ihres Sammelganges (*lg*) wird hier abortiv. *mg mg*[1] (*Od*) Müller'scher Gang, *Ot* Ostium desselben (Ostium tubae) beim Weibchen, *GN* Geschlechtsniere (Nebenhoden des Männchens), *N* Eigentliche, oder sogenannte Beckenniere.

beiden Gänge münden, nachdem sie bei männlichen Urodelen zuvor noch aus der Beckenniere sehr lange Sammelcanäle aufgenommen haben, bei Urodelen und Anuren jeder für sich, und auch von den Geschlechtsgängen getrennt, in die Cloake aus[1]).

---

1) Bei Anuren ziehen die Gänge, der Lage der Niere entsprechend, auf eine grössere Strecke frei durch den Leibesraum dahin und zeigen beim männlichen Geschlecht eine während der Brunstzeit als Samen-Reservoir dienende, blasenartige Erweiterung („Samenblase").

Ihrer Ausmündung gegenüber liegt die häufig zweizipfelige Harnblase, auf deren morphologische Bedeutung ich früher schon, im Capitel über den Darmcanal und über das Gefässsystem hingewiesen habe.

Andeutungen einer segmentalen Anlage des Urogenital-Apparates finden sich bei Urodelen nur noch spurweise im Geschlechtsabschnitt der Niere; im Beckenabschnitt, sowie in der ganzen Niere der Anuren sind sie verwischt. Hier wie dort aber erhalten sich die Nephrostomen in grosser Zahl das ganze Leben hindurch an der vom Peritoneum überzogenen, ventralen Nierenfläche.

Es ist interessant, dass die Nephrostomen bei Anuren nur in der Larvenperiode mit den Harncanälchen in offener Verbindung stehen, später aber von ihnen abrücken und in die Portalvenen einmünden. Die Folge davon ist, dass sich durch diesen Funktionswechsel (denn um einen solchen handelt es sich hier) die Bauchhöhle der erwachsenen Anuren als ein Lymphraum, wie bei amnioten Wirbelthieren, herausstellt, insofern das vorher dem Körper verloren gehende peritoneale Transsudat nach Art der übrigen Lymphe dem Blutgefässsystem wieder zugeführt wird und so dem Organismus erhalten bleibt.

Reptilien und **Vögel.** Hier, wie bei sämmtlichen übrigen Amnioten, emancipirt sich, wie oben erwähnt, die Urniere, soweit sie in postembryonaler Zeit sich forterhält, gänzlich vom excretorischen Apparat, während eine neue, jeglicher Nephrostomen entbehrende Niere (Metanephros) die Rolle der Harndrüse übernimmt (vergl. pag. 242).

Nie erreicht letztere die Ausdehnung der, wie wir wissen, bei den Anamnia oft durch die ganze Leibeshöhle sich erstreckenden Urniere, sondern stellt in der Regel ein kleineres, compactes oder gelapptes, meistens auf die hintere Rumpfhälfte beschränktes, oder auch ganz in die Beckengegend gerücktes Organ dar. Letzteres gilt z. B. für die Mehrzahl der Reptilien (Fig. 214) und alle Vö-

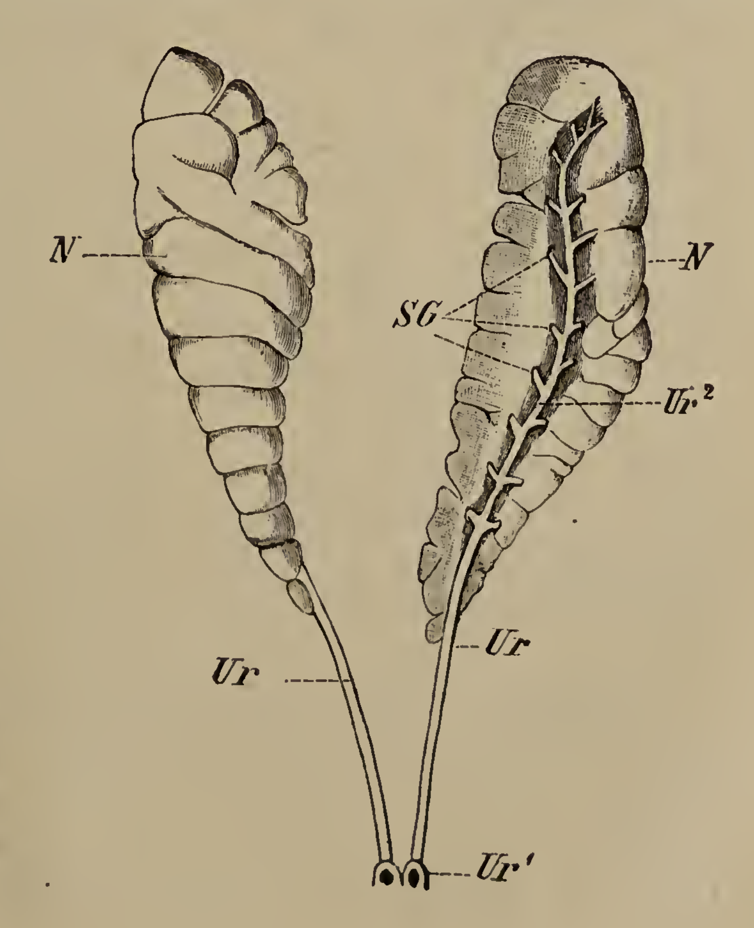


Fig. 214. Harnapparat von Monitor indicus. Die rechte Niere in natürlicher Lage, die linke um ihre Längsaxe lateralwärts gedreht, so dass der Ureter und die Sammelgänge sichtbar werden. Die Harnblase ist weggelassen. *N N* Niere, *SG* Sammelgänge, welche in den Ureter *Ur*² *Ur* einmünden. *Ur*¹ Mündung des Ureters in die Cloake.

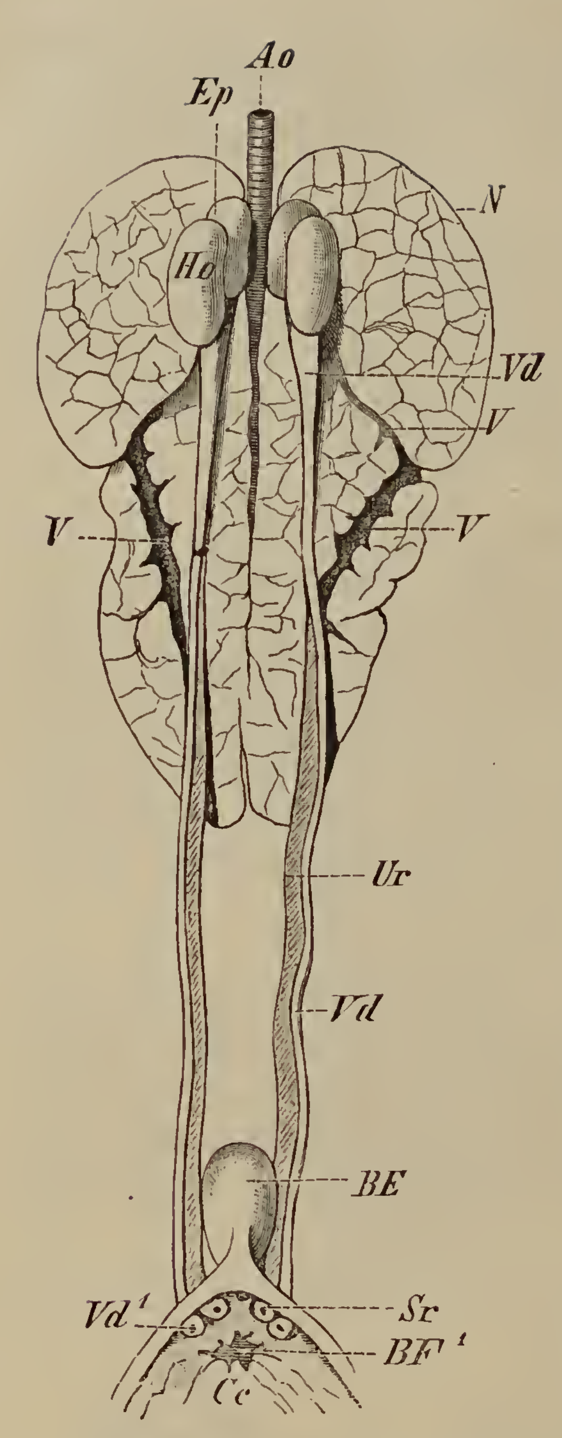


Fig. 215. Männlicher Urogenitalapparat von Ardea cinerea.

N Niere, *Ur* Ureter, der bei *Sr* in die Cl. (*Cc*) mündet. Letztere ist aufgeschnitten. *Ho* Hoden, *Ep* Nebenhoden (Epididymis), *Vd* Vas deferens, welches bei *Vd*¹ auf einer Papille in die Cloake mündet, *BE* Bursa Fabricii, welche bei *BF*¹ ebenfalls in die Cloake mündet. *V V* Durch Venen erzeugte Furchen auf der ventralen Nierenfläche. *Ao* Aorta.

gel (Fig. 215 *N*); ja es kann sich das häufig verjüngte Hinterende der Niere bis in die Schwanzwurzel hinein erstrecken, so z. B. bei Lacerta, wo es zugleich an der betreffenden Stelle zu einem Zusammenfluss der Organe von beiden Seiten kommt.

Dem Gesagten zu Folge werden sich die Ureteren gar nicht mehr, oder aber mehr oder weniger weit frei durch die Bauchhöhle erstrecken. Letzteres ist z. B. bei Crocodiliern und in noch höherem Grad bei Vögeln der Fall, wo die Niere in die Beckenhöhle förmlich eingegossen erscheint und auf ihrer Dorsalfläche das Skelet-Relief in umgekehrter Weise repetirt (Fig. 215 *Ur*). Die ventrale, abgeplattete Nierenfläche ist hier in der Regel gelappt und durch die sich einwühlenden Venen (Fig. 215 *V V*) oft von sehr tief einschneidenden Furchen durchzogen und mannigfach zerklüftet; die Hinterenden beider Nieren können, ähnlich wie bei Lacertiliern, in der Mittellinie zu einer Masse zusammenfliessen.

Zwischen Rechts und Links herrscht durchaus nicht immer eine strenge Symmetrie und zwar am allerwenigsten bei Schlangen, wo die reich gelappten Nieren, ähnlich wie bei fusslosen Sauriern, eine der Körperform entsprechende, lange, schmale, bandartige Form besitzen.

Eine an ihrem Scheitel mehr oder weniger tief eingekerbte und so, wie bei Amphibien, auf ihre paarige Anlage zurückweisende Harnblase kommt allen Sauriern (auch den Scinken) und Schildkröten zu. Sie entspringt von der ventralen Cloakenwand, fehlt aber den Schlangen, Crocodiliern und Vögeln.

Säuger. Hier ruhen die verhältnissmässig kleinen Nieren auf dem M. quadratus lumborum und auf den Rippen auf, besitzen meistens einen convexen Aussen- und einen concaven Innenrand. Letzterer wird als Hilus bezeichnet, da an ihm die Blutgefässe und der Ureter ein- resp. austreten. Letzterer umschliesst mit

seinem erweiterten, häufig mehrfach gespaltenen Anfangsstück, mit dem sog. Calyx resp. mit den Calyces (Fig. 216 *Ca*) kleine papillenartige, in den Hilus renalis vorragende Bildungen, auf welchen die Harncanälchen in wechselnder Zahl ausmünden (Fig. 216, zwischen *Pr* und *Ca*). Im weiteren Verlauf fliessen die Nierenkelche zu einem grösseren Hohlraum, dem Pelvis oder Nierenbecken zusammen und dieses mündet in den zur Blase gelangenden Ureter aus (Fig. 216 *Pe, Ur*).

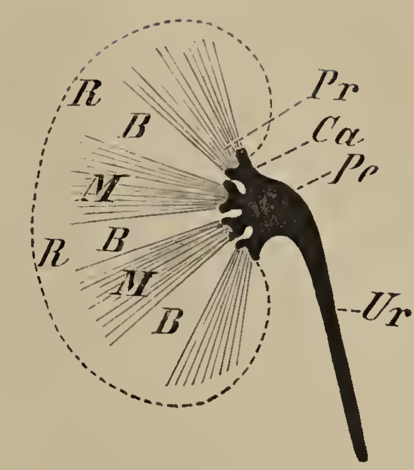


Fig. 216. Längsschnitt durch eine Säugethierniere. Schema.

R, *R* Rinden-, *M*, *M* Marksubstanz, zu den Pyramiden (*Pr*) angeordnet. Zwischen die letzteren setzt sich die Rindensubstanz in Form der Bertini'schen Säulen (*B*, *B*) hinein fort. *Ca* Calyces, *Pe* Pelvis, *Ur* Ureter.

Die aus der Harnblase hervorgehende Urethra ist beim weiblichen Geschlecht stets kurz, beim männlichen dagegen, in engem Anschluss an das grössere Geschlechtsglied, zu einer langen Röhre ausgezogen und mit einem Schwellkörper (Corpus cavernosum) versehen.

In embryonaler Zeit stellt die Niere ein reich gelapptes Organ dar und dieses Verhalten kann das ganze Leben bestehen bleiben (Cetaceen, Pinnipedier, Ursus, Lutra u. a.), oder kommt es zu einem mehr oder weniger vollkommenen Zusammenfluss der Lappen, wodurch das Organ ein höckeriges, maulbeerartiges oder auch ein ganz glattes compactes Aussehen gewinnen kann.

Gleichwohl ist aber in diesem Fall die ursprüngliche Sonderung in Lappen auf dem Durchschnitt häufig noch mehr oder wenig deutlich nachzuweisen. Man unterscheidet nemlich eine in keilförmigen Figuren (Fig. 216 *M, Pr*), d. h. in sogen. Pyramiden angeordnete Innenschicht (Substantia medullaris) und eine äussere, unter der Form der Bertini'schen Säulen zwischen die Pyramiden sich hineinziehende Rindenschicht (Substantia corticalis) (Fig. 216 *R, B*). Jene Pyramiden entsprechen nun den embryonalen Nierenlappen, doch ist dabei zu bemerken, dass mehrere Lappen zu einer Pyramide zusammenfliessen können.

Die Malpighi'schen Körperchen, sowie die gewundenen, von Blutgefässen umstrickten Harncanälchen der Säugethierniere liegen in der Rindensubstanz, die sogen. geraden Harncanäle dagegen vornehmlich in den Pyramiden, wo sie gegen die Papille hinab unter beharrlicher Anastomosenbildung immer grössere Sammelgänge erzeugen. Bezüglich der morphologischen Auffassung der Harnblase der Säugethiere verweise ich auf die im Capitel über das Gefässsystem gemachten Mittheilungen.

Geschlechtsorgane.

Fische. Beim Amphioxus bleibt die Geschlechtsdrüse lange Zeit auf einer indifferenten Entwicklungsstufe stehen.

Sie zeigt eine streng segmentale Anlage und jeder Abschnitt mündet für sich in die Kiemenhöhle aus. Darin liegt ein bedeutsamer Unterschied von den übrigen Wirbelthieren, wo es sich bekanntlich jederseits um einen gemeinsamen Ausführungsgang handelt. Von der Kiemenhöhle aus gelangen die Geschlechtsproducte durch den Porus abdominalis nach aussen und in diesem Punkte stimmt der Amphioxus mit den Cyclostomen, Aalen, Salmoniden und unter den Selachiern mit Laemargus borealis überein, d. h. allen diesen fehlen differenzirte Geschlechtswege, so dass, wie schon oben bemerkt, Samen und Eier direkt in die Bauchhöhle und von hier aus durch die Pori abdominales nach aussen gelangen.

Die Geschlechtsdrüsen der Cyclostomen stellen ein langes, unpaares, an der dorsalen Darmseite durch ein peritoneales Mesovarium resp. Mesorchium suspendirtes Organ dar. Bei den übrigen Fischen gehören unpaare Geschlechtsdrüsen zu den Ausnahmen und erfordern eine sehr vorsichtige Beurtheilung (siehe unten); auch findet häufig ein asymmetrisches Verhalten zwischen Rechts und Links statt. Ja es kann sogar zum vollkommenen Schwund des Organes der einen Seite kommen, so z. B. bei Ammodytes tobianus, Cobitis barbatula u. a. Ursprünglich ist wohl die Anlage der Geschlechtsdrüsen sämmtlicher Fische, wie dies ja auch bei allen übrigen Vertebraten die Regel bildet, eine paarige und die Verschmelzung eine erst secundär erworbene. Ovarien und Hoden der Teleostier stimmen sowohl nach Form und Lage, als auch bezüglich ihrer Ausführungsgänge fast vollkommen mit einander überein.

Der Eierstock bildet in der Regel einen gegen den Kopf blind geschlossenen Schlauch, auf dessen Innenwand die Eier entstehen und dessen Rückwärtsverlängerung die Tube ist. Die meist nur kurzen Tuben fliessen an ihrem Hinterende häufig zu einem unpaaren Canal zusammen und dieser mündet in einem Schlitz oder auch auf einer Papille aus, welche sich zu einer Röhre („Legröhre") verlängern kann [1]).

Die Hoden der Teleostier stellen stets längliche, im Querschnitt runde, ovale oder dreiseitig-prismatische Körper dar, welche dorsalwärts an die Nieren, ventralwärts an den Darmcanal stossen.

---

1) Bei der Gattung Girardinus, welche, wie dies auch noch bei andern Fischen, wie z. B. bei der Mehrzahl der Selachier, beobachtet wird, lebendige Junge zur Welt bringt, ist die Leibeshöhle des Weibchens viel länger als die des Männchens und das Ovarium fungirt zugleich als Uterus. Die reifen Eier lösen sich hier, entgegen der allgemeinen Regel, vor der Befruchtung von ihrer Bildungsstätte nicht los, so dass die durch den Ovarialcanal eindringenden Spermatozoën das Keim- und das Follikelepithel durchbohren müssen. Sie dringen also bis ins Eierstocksparenchym selbst hinein.

Der oft intensiv weisse Ausführungsgang mündet zwischen Rectum und Urethra in die Cloake, nachdem er sich kurz vorher mit seinem Gegenstück zu einem unpaaren Canal vereinigt hat.

Spuren äusserer Begattungsorgane oder Anhangsgebilde, welche als Samenbläschen oder Prostata bezeichnet werden, sind, wo sie vorkommen, den gleichnamigen Gebilden höherer Wirbelthiere ebensowenig, als die früher schon erwähnte, sogenannte Harnblase an die Seite zu stellen.

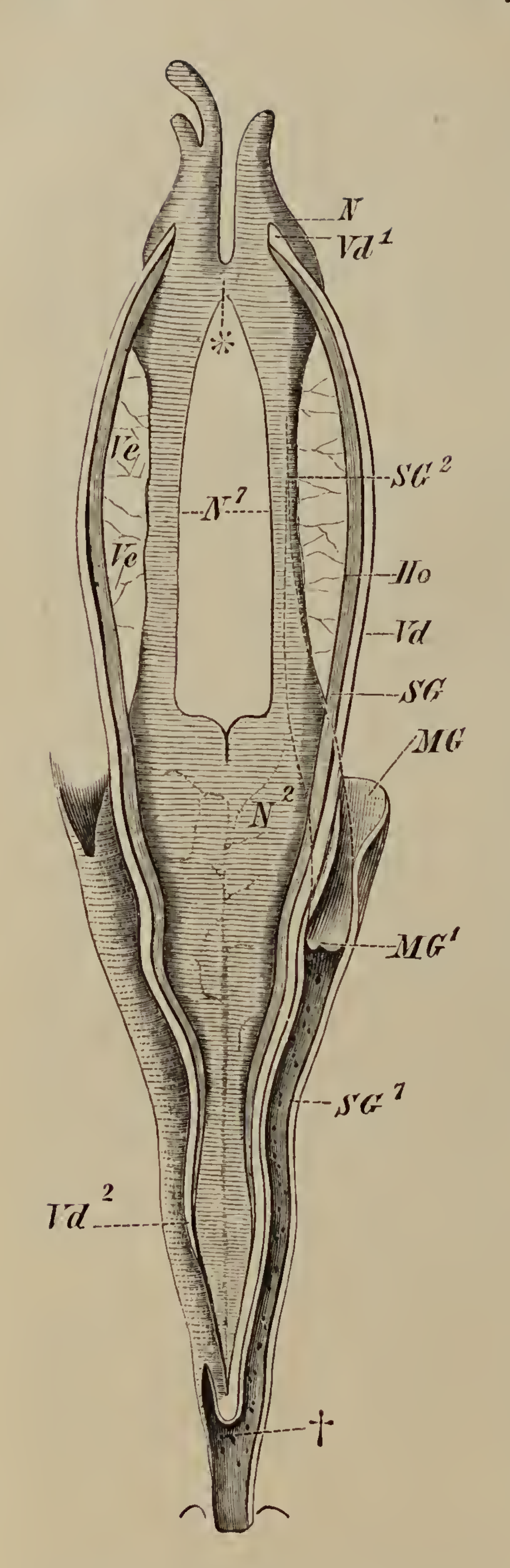
Ich habe bei den eben beschriebenen Geschlechtsgängen den Namen Müller' und Wolff'scher Gang absichtlich vermieden, denn es fragt sich sehr, und eingehende Untersuchungen sind noch darüber anzustellen, ob eine Deutung jener Gänge bei den Teleostiern in dem genannten Sinne überhaupt zulässig ist. Jedenfalls ist dies sehr unwahrscheinlich, denn beide Gänge, d. h. der Samen- wie der Eileiter entstehen nach einem und demselben gleichmässigen Bildungsmodus und stellen mit den zugehörigen Geschlechtsdrüsen stets eine einheitliche Masse dar.

Was nun die Selachier betrifft, so sind hier die Ovarien weitaus bei der grösseren Zahl paarig und dies gilt ausnahmslos für die Oviducte, welche, im Gegensatz zu den Teleostiern, von den Ovarien immer getrennt sind. Sie beginnen weit vorne in der Rumpfhöhle, unmittelbar hinter dem Herzen und zwar mit einem gemeinsamen Ostium abdominale. Der vordere, die sogenannte Schalendrüse einschliessende Abschnitt ist stets schlanker und enger, als der hintere, welch' letzterer sich zu einer Art von Uterus aufbläht, in dem sich bei den viviparen Haien der Embryo entwickelt. An seinem Hinterende fliesst er mit dem der andern Seite zu einem unpaaren Canal zusammen und dieser mündet etwas hinter dem Ausgange der Ureteren in die Cloake aus.

Der Hoden der Selachier ist stets paarig und symmetrisch angeordnet und liegt, in dem Mesorchium aufgehängt, im vordersten Theile der Rumpfhöhle, dorsalwärts von der Leber. Auf die Beziehungen seiner Vasa efferentia zu der Urniere habe ich schon oben hingewiesen.

Unter den Ganoiden folgt der weibliche Lepidosteus dem uns von den Teleostiern her bekannten Verhalten, während es bei den Knorpelganoiden zu einer, wenn auch unvollkommenen Abspaltung des primitiven Urnierenganges in einen Müller'schen und einen secundären Urnierengang (Leydig'scher Gang) kommt (Fig. 217 *MG*). Letzterer dient beim Männchen wahrscheinlich als Harnsamenleiter, beim Weibchen aber nur als Harnleiter.

Sollte sich dieses durch genauere histologische Untersuchungen bestätigen, so würden die Knorpelganoiden in ihrem Geschlechtssystem dieselbe Entwicklungsrichtung einschlagen, wie die Selachier und Amphibien.



Ueber das Verhalten des Geschlechtsapparates der Dipnoër besitzt man bis jetzt nur sehr unvollkommene Kenntnisse, so dass ich von einer Schilderung desselben besser ganz absehe.

Amphibien. Bei allen Amphibien zeigen die, in der Regel die Längenmitte der Leibeshöhle einnehmenden, rechts und links von der Wirbelsäule liegenden Geschlechtsdrüsen eine paarige, symmetrische Anordnung und richten sich in ihrer Gestaltung im Allgemeinen nach der äusseren Körperform. So stellen die Ovarien der Gymnophionen (Fig. 212 *Ov*) lange, schmale Bänder und die Hoden derselben eine lange Kette kleiner, durch einen Sammelgang (Fig. 218 *Sg*) perlschnurartig aufgereihter Einzelstückchen dar. Jedes Hodenstück besteht aus einer Reihe kugeliger Kapseln (Figur 218 *K*), welche den Samen bereiten und ihn in den durchziehenden Sammelgang ergiessen. Aus dem zwischen je zwei Hodenstückchen frei zu Tage liegenden Abschnitte des Sammel-

Fig. 217. Männlicher Urogenitalapparat des Stör's.
N, N^1, N^2 Die verschiedenen Abschnitte der Niere, *SG*, SG^1, SG^2 Die verschiedenen Abschnitte ihres Ausführungsganges, *Vd*, Vd^1, Vd^2 Vas deferens, *Ho* Hoden, *Ve Ve* Netz der Vasa efferentia testis, *MG* Müller'scher Gang, der sich bei MG^1 mit dem Sammelgang der Niere verbindet, † Stelle des Zusammenflusses der Sammelgänge der Niere.

ganges entspringt ein Quercanälchen *(Q)* gegen die Niere *(NN)* herüber und senkt sich in den dort verlaufenden Längscanal *(LL)* ein. Dieser endlich führt den Samen durch ein zweites System von Quercanälen (*QQ*) zu den Malpighi'schen Körperchen und von hier aus gelangt er weiter, durch das Canalsystem der Niere hindurch, in den Harnsamenleiter *(HS)*. Mit diesem Verhalten, das ich oben im Capitel über das Harnsystem bereits geschildert habe, stimmt auch der männliche Geschlechtsapparat aller Urodelen und gewisser Anuren (Bufonen) principiell überein. Dabei unterliegt aber der Hoden in seiner äusseren Configuration den allermannigfaltigsten

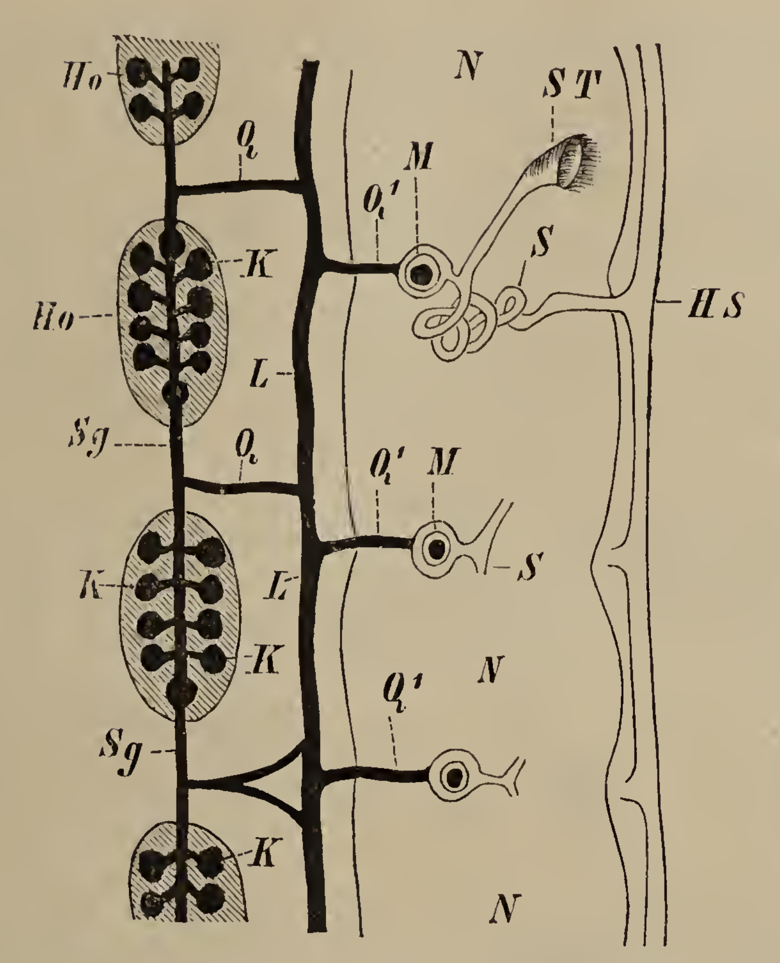


Fig. 218. Schematische Darstellung eines Abschnittes des männlichen Geschlechtsapparates der Gymnophionen.

Ho Ho Hoden, *Sg* Sammelgang derselben, *K K* Hodenkapseln, *Q Q* Austretende Quercanäle, welche sich in den Längscanal *L L* einsenken, Q^1 Q^1 Zweite Serie von Quercanälen, *M M* Malpighi'sche Körperchen, *N N* Niere, *ST* Segmentaltrichter, *S* Schleifencanäle, *HS* Harnsamenleiter.

Schwankungen, ist entweder oval, an einem Ende zugespitzt, spindelförmig (Fig. 213 *A*, *Ho*) (Urodelen) oder mehr rundlich (Anuren).

Bei Rana, Bombinator und Alytes emancipiren sich die Vasa efferentia des Hodens mehr und mehr von dem Harnsystem, d. h. sie senken sich, ohne sich mit den Nierencanälchen zu verbinden, entweder direkt in den Harnleiter ein (Rana), oder endigen sie der grösseren Mehrzahl nach blind, während sich nur die vordersten mit dem Harnleiter in direkte Verbindung setzen (Bombinator). Bei Alytes endlich münden die Vasa efferentia am vorderen Nierenende in den Müller'schen Gang, ein in der Thierreihe ganz vereinzelt dastehendes Verhalten! In den Müller'schen Gang, der also hier als Vas deferens fungirt, mündet der am hinteren Nierenende austretende Harnleiter und erst nach der Vereinigung beider Gänge kann also von einem Harnsamenleiter die Rede sein.

Bei allen übrigen Amphibien sind zwar im männlichen Geschlecht die Müller'schen Gänge stets vorhanden, aber nur in mehr oder weniger rudimentärer Form. Sie laufen nahe dem lateralen Nierenrand gerade so weit wie die entsprechenden Organe beim Weibchen. Ein Lumen kann vorhanden sein oder fehlen und dasselbe gilt für ihre Communication mit der Bauch- und Cloakenhöhle.

Es ist von hohem Interesse, dass es beim Männchen von Rana

temporaria zuweilen zur Entwicklung von wirklichen Eiern kommt, welche in der Hodensubstanz eingebettet liegen (Zwitterdrüse). Dabei können dann die Müller'schen Gänge so stark entwickelt sein, wie beim Weibchen.

Dahin gehören auch die Zwitterbildungen bei gewissen Fischen, wie z. B. bei den Serranus-Arten, wo sie constant vorkommen. Dabei kann es sich sogar um eine Selbstbefruchtung handeln. Auch bei Sargus, Gadus morrhua und bei vielen andern ist Hermaphroditismus, wenn auch nicht regelmässig, beobachtet worden.

Die Ovarien der Urodelen sind immer nach einem und demselben Typus gebaut. Sie stellen einen ringsum geschlossenen, länglichen Schlauch mit continuirlichem Lumen dar. Im Gegensatz dazu zerfällt der Ovarialschlauch der Anuren in eine Längsreihe von (3—20) gänzlich getrennten Taschen oder Kammern. Hier wie dort ist ein Mesovarium stets gut entwickelt und nirgends handelt es sich um eine direkte Verbindung zwischen den Eierstöcken und den Tuben. Letztere beginnen vielmehr weit vorne in der Leibeshöhle, in grosser Entfernung vom Vorderende der Niere, mit freier trichterartiger Oeffnung, und laufen in der Jugend ziemlich gerade gestreckt, in der Brunstzeit aber reichlich geschlängelt und gewunden (Fig. 219 *Od*) nach hinten, am lateralen Nierenrand vorbei, zur Cloake. Kurz vor ihrer Ausmündung blähen sie sich häufig zu einem uterusähnlichen Körper auf und öffnen sich, nachdem sie sich zuvor wieder verjüngt, in der Regel getrennt auf je einer Papille in die Dorsalwand der Cloake (Fig. 219 *Ut*, *P*).

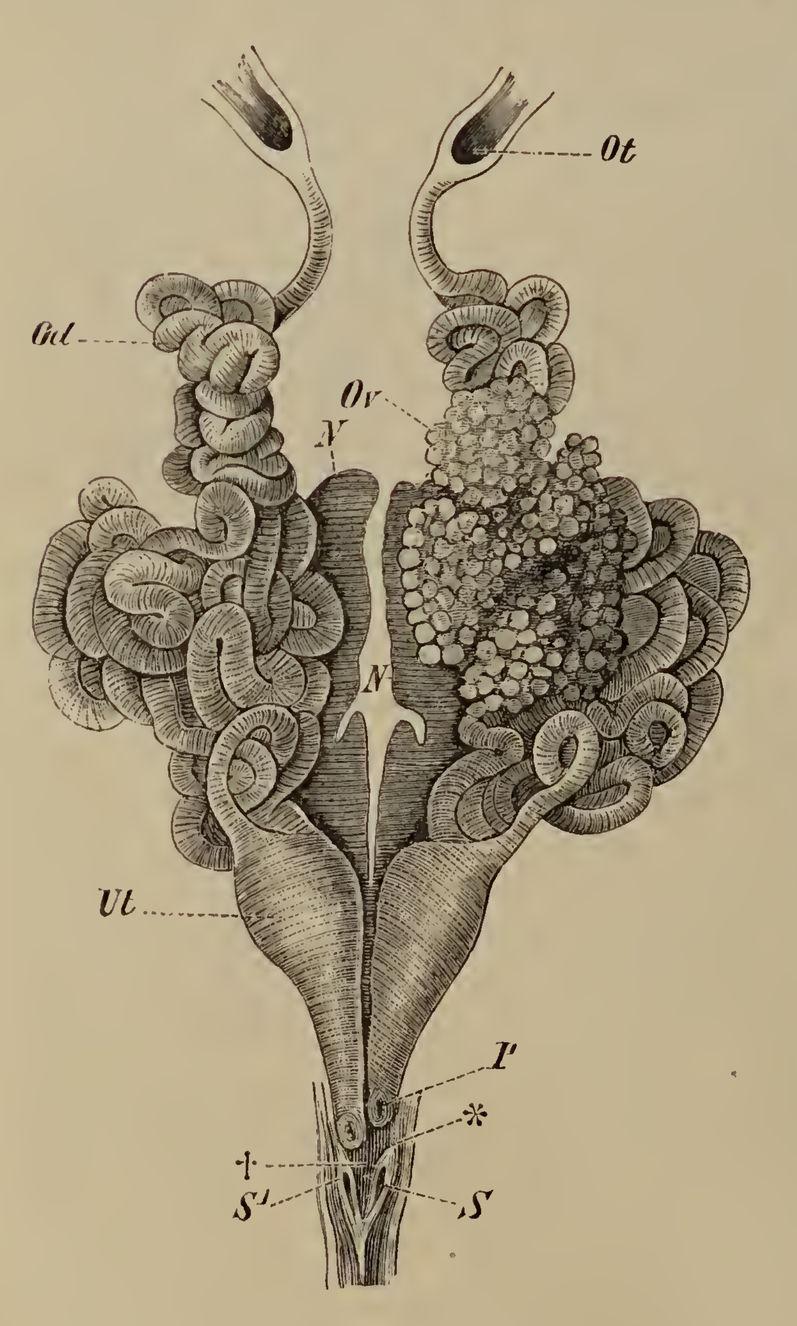


Fig. 219. Urogenitalapparat einer weiblichen Rana esculenta. *Ov* Ovarium (das Ovarium der andern Seite ist entfernt), *Od* Oviduct, *Ot* Ostium tubae, *Ut* das aufgetriebene, uterusartige Hinterende des Oviductes, *P* Ausmündung desselben in die Cloake, *N* Niere, *S* S^1 Ausmündungen der Ureteren in die Cloake, welche auf zwei, durch einen tiefen Intervall (†) von einander getrennten Längsfalten (*) liegen.

Nur bei der Gattung Bufo und Alytes fliessen beide Oviductenden in einen unpaaren Canal zusammen.

In dem oben erwähnten aufgetriebenen Abschnitte der Tuben fügen sich die Eier, nachdem sie zuvor von Seiten der Eileiterdrüsen einen gallertigen Ueberzug erhalten haben, zu Ballen (Frösche) oder Schnüren (Kröten) zusammen.

Schliesslich sei noch der sogenannte Fettkörper erwähnt, der bei allen Amphibien in der Nähe der Geschlechtsdrüsen vorkommt und der sich aus adenoider Substanz, Fett, Leukocyten und zahlreichen Blutgefässen aufbaut. Er steht zu den Geschlechtsdrüsen wahrscheinlich in sehr wichtigen physiologischen (ernährenden) Beziehungen, denn nur so lässt es sich erklären, dass die aus langem Winterschlaf erwachenden und viele Monate lang ohne Nahrung gebliebenen Thiere sofort, d. h. häufig schon in den ersten Tagen des Frühlings, Tausende von Nachkommen zu erzeugen im Stande sind. Ganz dasselbe gilt wohl auch für viele Fische und Reptilien (vergl. das Capitel über das Lymphsystem).

Reptilien und **Vögel.** Hier, wie überall, richtet sich die Form der Geschlechtsdrüsen im Allgemeinen nach derjenigen des Körpers. So werden wir sie bei Cheloniern mehr in die Breite, bei Schlangen und schlangenähnlichen Sauriern mehr in die Länge entwickelt finden. Im letzteren Falle — und dies gilt auch für die Lacertilier — zeigen sie insofern ein asymmetrisches Verhalten, als sich die Organe beider Seiten aneinander gewissermassen vorbeischieben, und so, statt neben einander, theilweise hinter einander zu liegen kommen.

Dadurch gewinnt jeder Eierstock einen genügenden Raum zu seiner Entfaltung und in jenen Fällen, wo es sich um die Entwicklung sehr grosser Eier handelt, kommt es sogar zum allmäligen Schwund des Organes der einen Seite, so dass z. B. bei den Vögeln nur noch der linke Eierstock zur vollen Ausbildung und physiologischen Funktion gelangt.

Jedes Ovarium der Reptilien stellt einen vom Bauchfell überzogenen, fibrösen Sack dar, dessen Lumen von einem reich vascularisirten Netz- oder Balkenwerk durchzogen und von Eiern erfüllt wird. In den so entstehenden Lymphkammern geht bei Reptilien wie bei den Anamnia die Eifollikelbildung das ganze Leben hindurch vor sich, während dies bei den übrigen Amnioten entweder nur in der Fötalzeit, oder nur noch kurze Zeit nach der Geburt stattfindet.

Die Oviducte, in deren Wand sich zahlreiche Muskelelemente und Drüsen für die Schalenbildung finden, besitzen stets ein sehr weites, trichterförmiges Ostium abdominale und sind häufig in zahlreiche Querfalten gelegt. Zur Fortpflanzungszeit gewinnen sie an Umfang und erzeugen bei Vögeln viele Windungen.

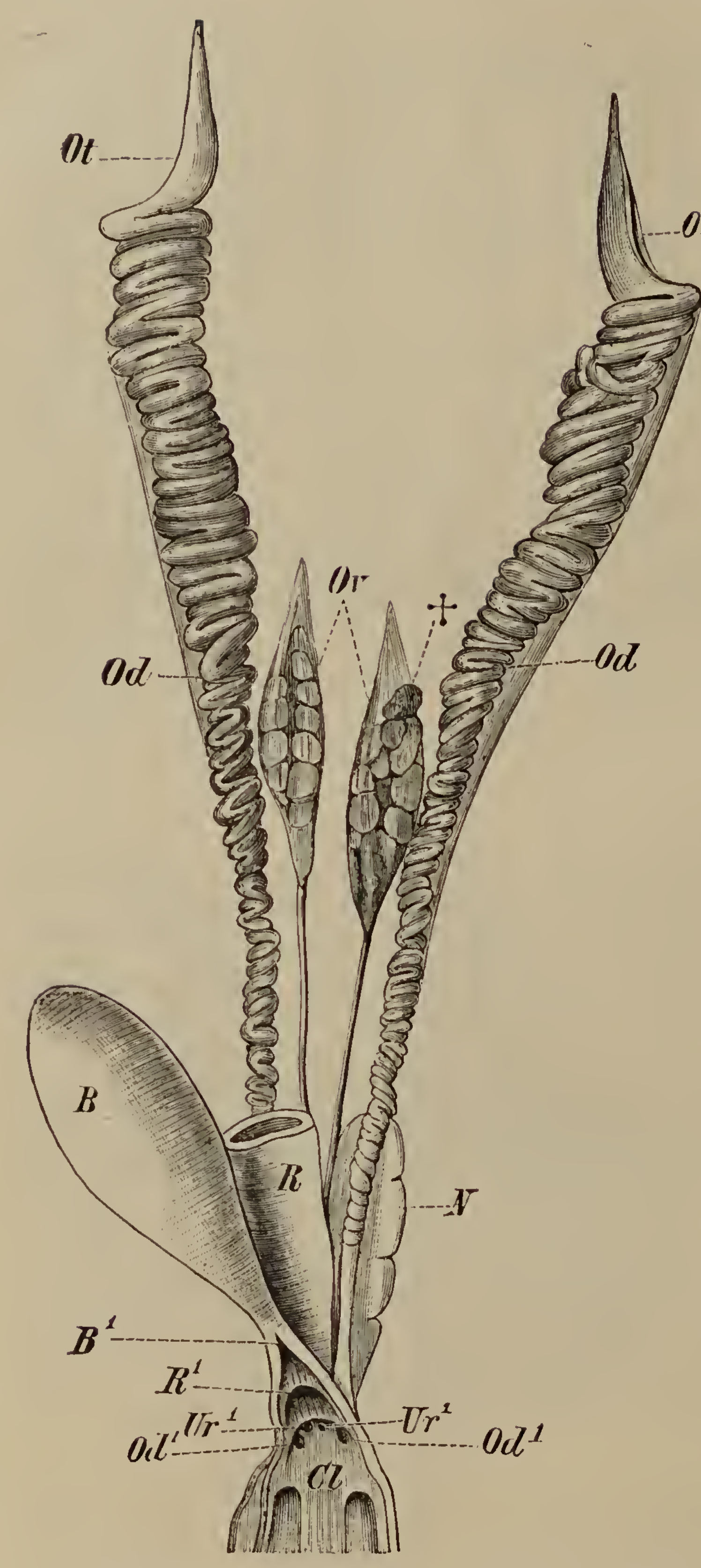


Fig. 220. Weiblicher Urogenitalapparat von Lacerta muralis.

N, *N* Niere, *Ur*¹ Ausmündung des Ureters in die Cloake *Cl*, *B* Harnblase, *B*¹ Ihr Hals (aufgeschlitzt), *R* Rectum, *R*¹ Seine Einmündung in die Cloake, *Ov* Ovarium, † Rest der Urniere, *Od* Oviducte, welche bei *Od*¹ in die Cloake münden, *Ot* Ostium tubae.

Von der Urniere und dem Wolff'schen Gange erhalten sich bei weiblichen Reptilien nur sehr spärliche, in fettiger Degeneration begriffene Reste. Sie liegen, in asymmetrischer Anordnung, d. h. nur in einer Reihe, zwischen Oviduct und Wirbelsäule. Bei weiblichen Ophidiern, Cheloniern und Ascalaboten erhält sich der Wolff'sche Gang in grösserer Ausdehnung, als bei Sauriern.

Die Hoden der Sauropsiden stimmen in ihrer Lage mit den Ovarien überein und nehmen wie diese zur Fortpflanzungszeit an Umfang zu.

Sie stellen compacte, ovale, rundliche oder birnförmige Gebilde dar (Figur 215 *Ho*) und bestehen aus einem Convolut vielfach gewundener Samencanälchen, die durch fibröses Gewebe zusammengehalten werden. Am lateralen Hodenrand liegt bei Reptilien (Lacerta, Anguis) der als Nebenniere zu deutende „goldgelbe Körper" und an derselben Stelle sieht man Quercanäle aus dem Hoden hervor- und in den Nebenhoden eintreten (Fig. 215 *Ep*).

Letzterer besteht ebenfalls aus vielfach verschlungenen Canälchen und aus diesen geht endlich das gerade verlaufende, oder mehr oder weniger stark gewundene Vas deferens (Wolff'scher Gang) hervor (Fig. 215 *Vd*) und bricht bei Vögeln mit selbständiger Oeffnung (*Vd*¹) in die Cloake durch. Bei Lacertiliern fliesst es kurz vor seinem Durchbruch mit dem hintersten Ende des Ureters zusammen.

Die männlichen Tuben sind stets nur in Rudimenten vorhanden, stimmen aber in ihrer Lage genau mit den weiblichen überein. Ihr Lumen ist häufig von Strecke zu Strecke unterbrochen, doch kann das Ostium abdominale offen sein (Emys europaea).

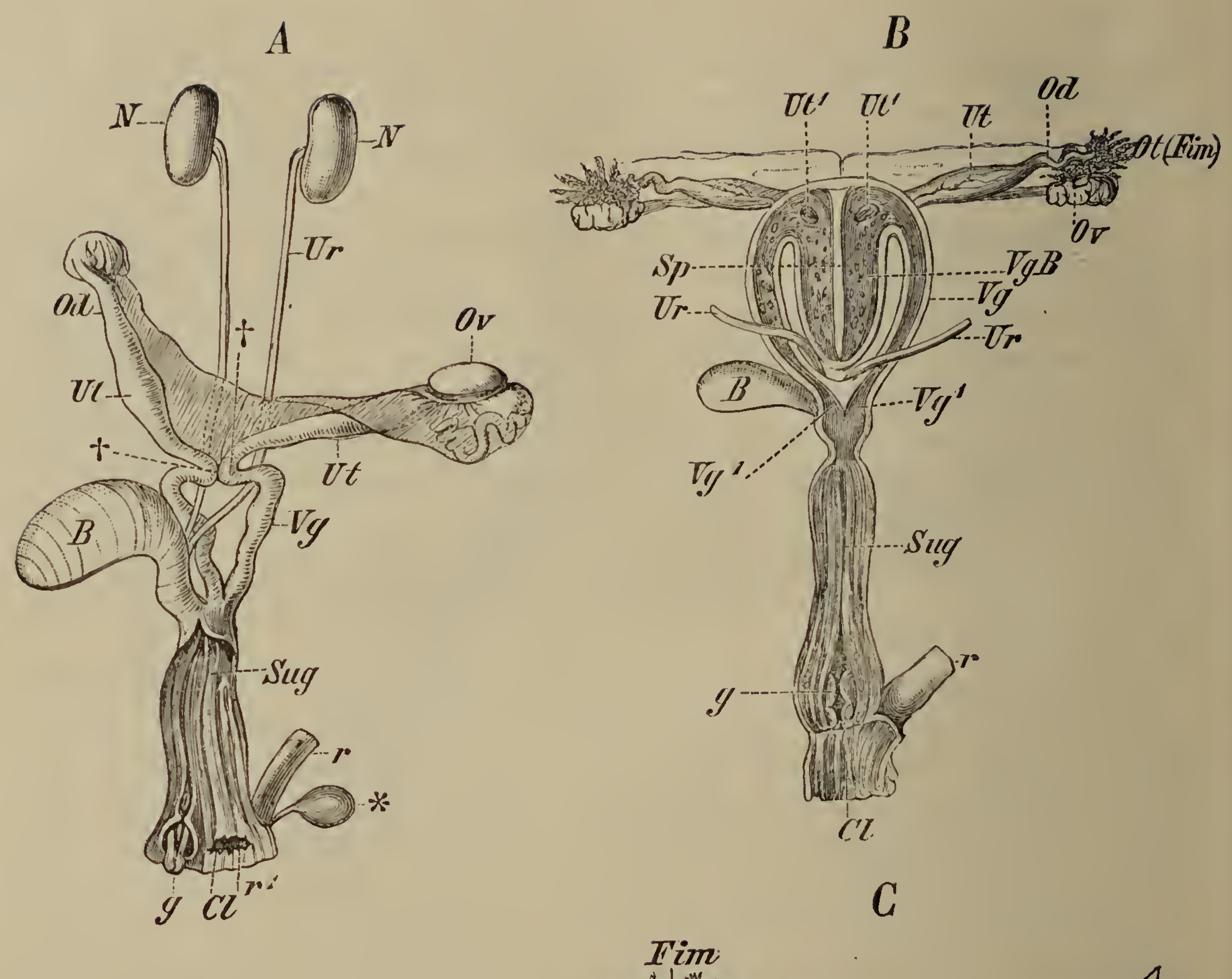
Säuger. Hier erstreckt sich der Geschlechtsapparat nie mehr durch die gesammte Leibeshöhle, wie wir dies bei niederen Wirbelthiergruppen constatiren konnten, sondern ist auf die Lenden- und Beckengegend beschränkt. Dazu kommt, dass es sich hier, im Zusammenhang mit den innigen Beziehungen zwischen Mutter und Frucht, um eine viel reichere Differenzirung der Geschlechtsorgane handelt, als dies bei den übrigen Wirbelthierklassen der Fall ist. Der Uebergang ist jedoch kein ganz unvermittelter, insofern sich bei den niedersten Formen der Säugethiere, d. h. bei Schnabel- und Beutelthieren noch manche Anklänge an die Vögel und Reptilien finden.

Dahin gehört, was die ersteren betrifft, die traubige Beschaffenheit des linkerseits stärker entwickelten Ovariums, und die Fortdauer einer Cloake, ferner das Getrenntbleiben der Müller'schen Gänge bei Monotremen und Marsupialiern. Letzterer Punkt verdient seiner hohen morphologischen Bedeutung wegen eine ganz besondere Beachtung.

Es handelt sich, wie oben schon angedeutet, um die Fortdauer phyletisch und ontogenetisch niederer Zustände, und ich will deshalb die Verhältnisse der Didelphiden, welche den Monotremen am nächsten kommen, etwas eingehender beschreiben (Fig. 221 *A*).

Die von den Oviducten *(Od)* durch eine Anschwellung deutlich abgesetzten Uteri *(Ut)* treten mit ihren verjüngten Hinterenden in der Mittellinie bis zu unmittelbarer Berührung zusammen. An dieser Stelle (Fig. 221 *A*, †) sind sie durch ein deutliches Orificium uteri jederseits von einem weiter nach hinten liegenden Abschnitte des Müller'schen Ganges, den man als **Vagina** bezeichnet, abgesetzt. Die beiden Vaginae *(Vg)* erzeugen eine nach oben gerichtete, henkelartige Krümmung, laufen dann nach hinten und senken sich in den langen Urogenitalsinus *(Sug)* ein. Die Ureteren (*Ur*) laufen hier, sowie bei allen übrigen Marsupialiern, bei denen eine ähnliche Anordnung der Vaginen auftritt, durch das von letzteren gebildete Thor hindurch zur Blase (*B*).

Von diesen Verhältnissen aus lassen sich die weiblichen Geschlechtsorgane dieser ganzen Thiergruppe leicht beurtheilen. So kann man sich z. B. gut vorstellen, wie sich bei Phalangista vulpina und bei Phascolomys Wombat (Fig. 221 ***B*** und *C*) die obersten Enden der knieförmig gebogenen Vaginen (vergl. Fig. 221 ***A***, †) immer enger aneinander legten und dann anfingen, sich gegen den Sinus urogenitalis nach abwärts zu erstrecken. Dadurch kam es zur Bildung eines Vaginalblindsackes (Fig. 221 ***B***, *C*, *Vg B*), der bei weiterer Längenentwicklung schliesslich auf die obere Wand des Sinus urogenitalis treffen und jene — unter Erzeugung einer



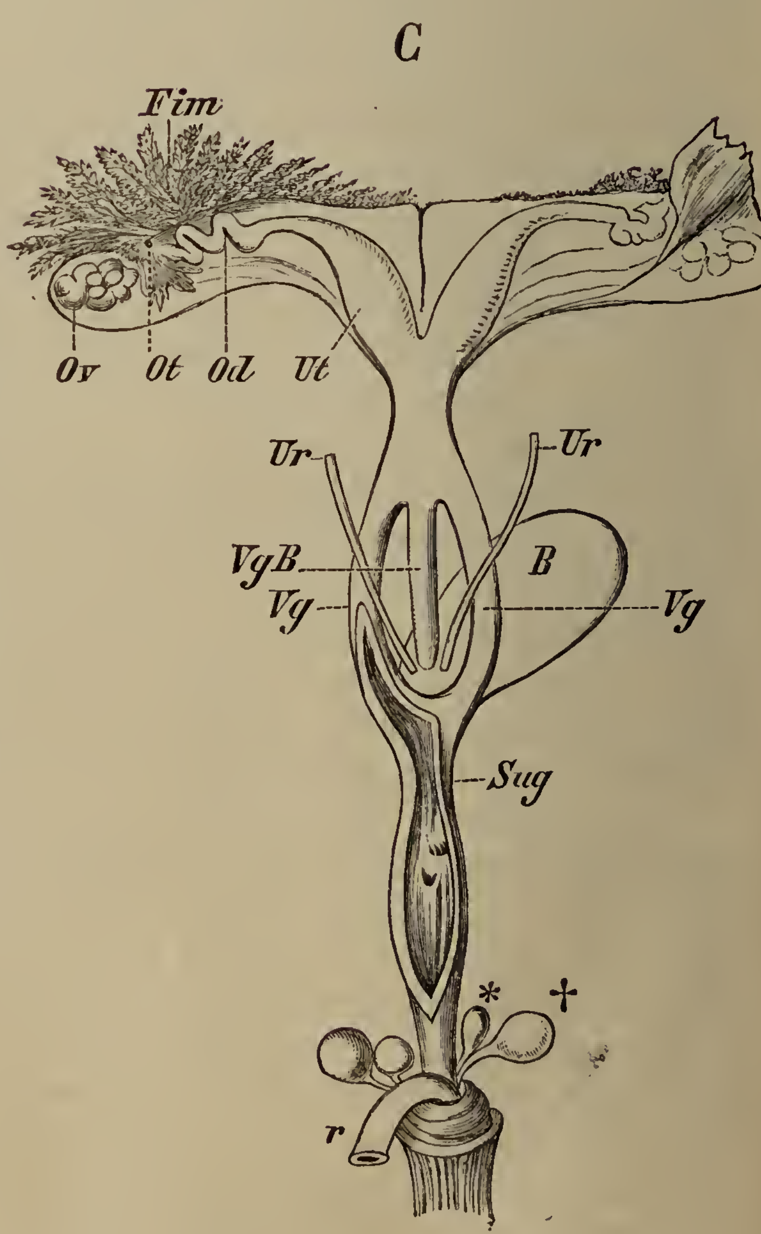


Fig. 221. Weiblicher Urogenitalapparat der Marsupialier. **A** von einer jungen Didelphys dorsigera. **B** von Phalangista vulpina, Längsschnitt. **C** von Phascolomys Wombat. Sämmtliche Figuren nach A. Brass.

NN Nieren, *Ur* Ureteren, *Ov* Ovarium, *Ot* Ostium tubae, (Fimbrien *Fim*), *Od* Oviduct, *Ut* Uterus, Ut^1 Einmündung des Uterus in den Vaginalblindsack *VgB*, † Abbiegungsstelle des Uterus von der Vagina *Vg*, Vg^1 Einmündung derselben in den Sinus urogenitalis *Sug*, *B* Harnblase, *r* Rectum, welches bei r^1 in die Cloake *Cl* einmündet, *g* Geschlechtsglied, † * Rectaldrüsen.

sogenannten dritten Vagina durchbrechen wird. Dies ist nun auch bei Makropus Benetti und Billardieri geschehen.

Was nun die übrigen Säugethiere betrifft, so kommt es in der weitaus grösseren Mehrzahl der Fälle durch Verschmelzung des hinteren Abschnittes der Müller'schen Gänge zu einer unpaaren Vagina und eine Cloake existirt nur in der Embryonalzeit. Jene

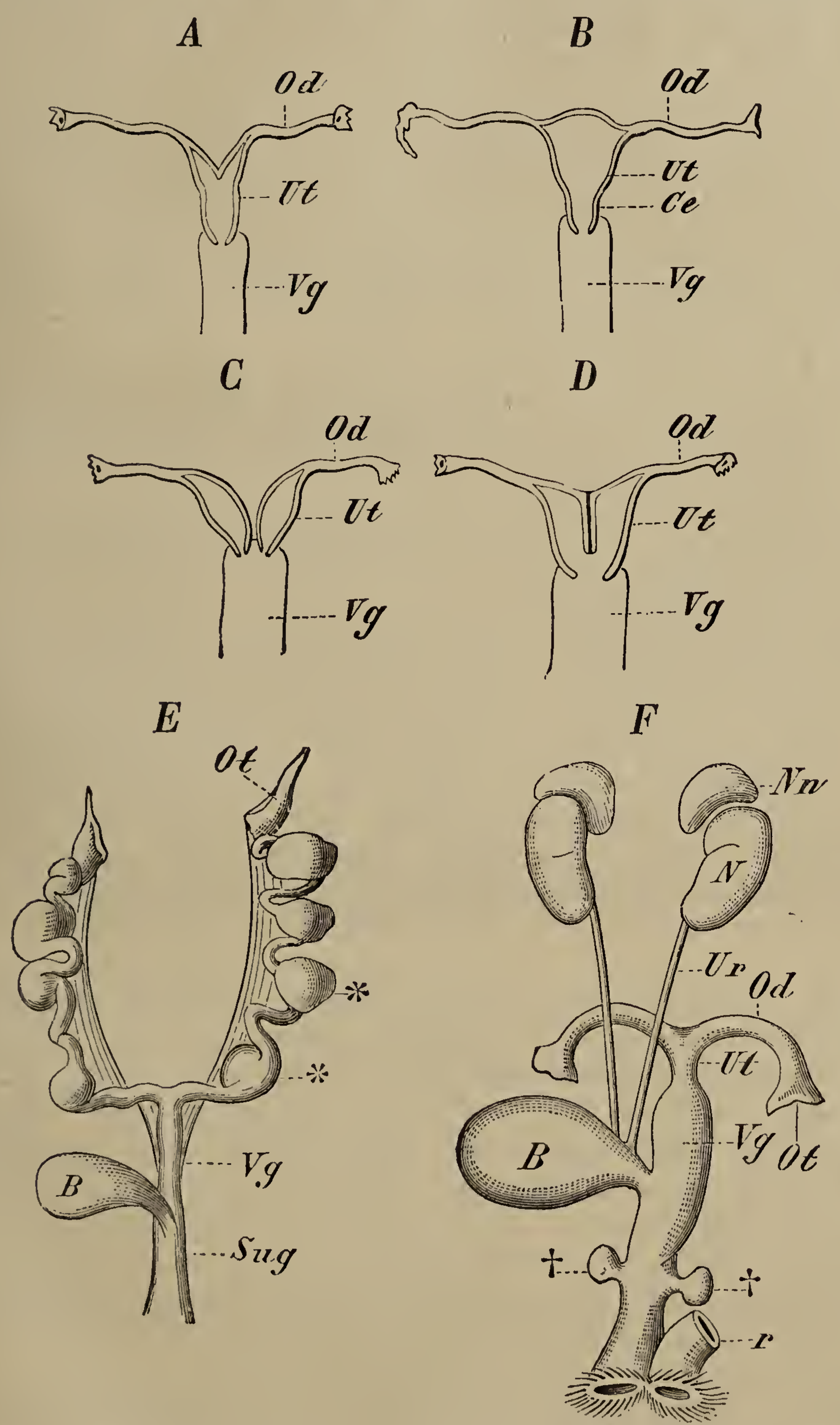


Fig. 222. Verschiedene Uterusformen. **A**, **B**, **C**, **D** Vier Schemata für die verschiedenen Grade der Verschmelzung der Müller'schen Gänge. **A** Uterus duplex, **B** U. bipartitus, **C** U. bicornis, **D** U. simplex.

E Weibl. Urogenitalapparat einer Mustelina mit Embryonen (* *) im Uterus, **F** vom Igel.

Od Oviducte, *Ut* Uterus, *Vg* Vagina, *Ce* Cervix uteri, *Ot* Ostium tubae, † † Accessor. Geschlechtsdrüsen, *r* Rectum, *Sug* Sinus urogenitalis, *N*, *Nn* Nieren und Nebennieren, *Ur* Ureteren, *B* Harnblase.

Verschmelzung der Müller'schen Gänge kann nun weiter fortschreiten und, je nach dem verschiedenen Grade der Verschmelzung, resultiren daraus die allerverschiedensten Formen des Uterus, wie dies auf Fig. 222 *A*—*F* dargestellt ist. Man spricht von einem Uterus duplex, bicornis, bipartitus etc.[1]). Die Primaten besitzen einen Uterus simplex (Fig. 222 *D*) und in diesem Falle prägt sich die ursprüngliche paarige Anlage der Müller'schen Gänge nur noch in den Oviducten aus. Letztere besitzen eine sehr verschiedene Form und sind an ihrem freien Ende (Ostium abdominale) häufig mit fransenartigen Anhängen besetzt. Die Ureteren umgreifen, im Gegensatz zu den Marsupialiern, den Genitalschlauch stets von der Aussenseite.

Die Ovarien sind meistens klein, rundlich oder oval, an ihrer Oberfläche glatt, höckerig oder gefurcht. Die Stelle, wo die Gefässe und Nerven eintreten, besitzt keinen Bauchfellüberzug und wird als Hilus bezeichnet.

Bezüglich des feineren histologischen Verhaltens der Ovarien resp. der Eibildung verweise ich auf mein Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbelthiere.

In der Nachbarschaft der Ovarien, der Oviducte und des Uterus liegen die unter dem Namen des **Parovarium** bekannten Reste der Urniere. Es handelt sich gewöhnlich um kleine blind geschlossene, netzebildende Schläuche, die durch einen Sammelgang unter sich in Verbindung stehen. Falls der damit im Zusammenhang stehende und in den Sinus urogenitalis einmündende Wolff'sche Gang bei weiblichen Thieren persistirt, so spricht man, wie oben schon erwähnt, vom **Gartner'schen Gang** (Fig. 211 *A*, *Gg*).

Es ist vielleicht hier der passendste Moment, um des durch eine Duplicatur der Bauchhaut gebildeten Beutels, des Marsupiums, zu gedenken. Dieser characterisirt die Beutelthiere, die ja davon ihren Namen haben, und ist dazu bestimmt, das in gänzlich unreifem Zustand zur Welt kommende Junge aufzunehmen und so während der Lactation einen längeren Connex zwischen Mutter und Frucht zu vermitteln.

Je nach verschiedener Lebensweise des Thieres (kletternd, aufrecht stehend etc.) ist die durch einen Muskel verschliessbare Oeffnung des Beutels nach vorne oder nach hinten gerichtet.

Was die männlichen Geschlechtsorgane der Säuger

---

1) Auf Grundlage dieser Thatsachen fallen die beim Menschen hie und da vorkommenden „Missbildungen" der weiblichen Geschlechtswege unter den Begriff von Hemmungsbildungen resp. von Rückschlägen.

betrifft, so stimmen die Hoden bezüglich ihres locus nascendi mit den Ovarien überein. Während nun aber letztere in der weiteren Entwicklung in der Regel nur bis in's Becken herabwandern, können die Hoden unter Erzeugung des sogenannten **Leistencanales** (Canalis inguinalis) durch die Bauchdecken heraus- und bis in den Grund eines beutelartigen Anhanges der hypogastrischen Region, des **Hodensackes** oder **Scrotums**, vordringen. Dabei drängen sie das Peritoneum unter Bildung des sogen. Canalis vaginalis vor sich her und je nachdem letzterer offen bleibt oder obliterirt, können die Hoden während der Brunstzeit mit Hilfe des Musculus cremaster (ausgestülpte Fasern des M. obliquus abdominis int. und transv.) wieder in die Bauchhöhle hineingezogen werden (Nager, Marsupialier, Chiropteren, Insectivoren etc.) oder bleiben sie (im zweiten Fall) zeitlebens aussen liegen.

Bei vielen Säugern aber bleibt der Hoden stets in der Bauchhöhle liegen. Er steht bezüglich seiner Grösse durchaus nicht immer in geradem Verhältniss zu derjenigen des Körpers und stellt einen rundlich ovalen, glatten Körper dar, dessen fibröse Aussenhülle (Fig. 223 *A*) häufig, aber nicht immer Ausläufer (Trabekeln) ins Innere schickt (*t, t*). Dadurch werden die Samencanälchen in läppchenartige Portionen gesondert (*L*, *L*) und zugleich entsteht ein Gitterwerk (Corpus Highmori †), durch welches das Rete Halleri, d. h. die Vasa efferentia testis (*Ve*) in den Nebenhoden *(NH)* übertreten.

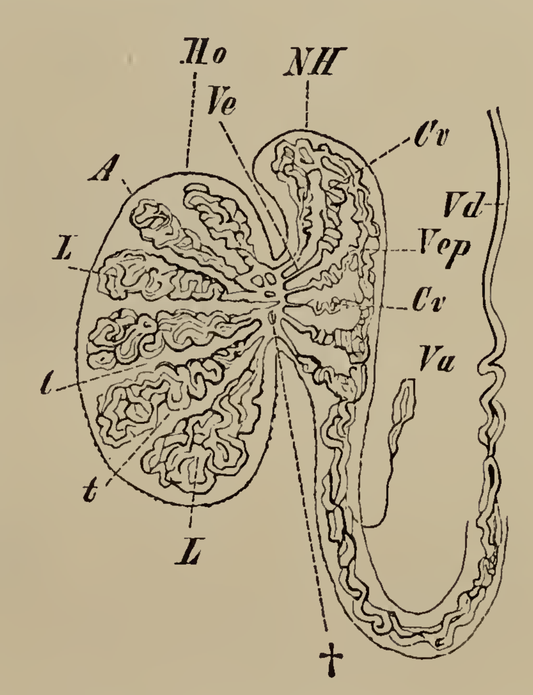


Fig. 223. Schematische Darstellung des Säugethierhodens.

Ho Hoden, *NH* Nebenhoden, *Vd Vas* deferens, *A* Albuginea des Hodens, welche nach einwärts die Trabekeln *t*, *t* und das Corpus Highmori (†) erzeugt, *L*, *L* Läppchen der Samencanäle, *Ve* Vasa efferentia testis (Rete Halleri), *Cv* Coni vasculosi, die durch den Sammelgang *Vep* unter einander verbunden werden, *Va* Vas aber rans.

In diesem angelangt ballen sich die Samencanälchen zu den sogenannten Coni vasculosi und diese werden durch einen Sammelgang, das Vas epididymidis, unter einander verbunden (Fig. 223 *Cv*, *Cv*, *Vep*). Aus dem letzten Conus vasculosus geht dann das Vas deferens hervor (*Vd*) und dieses erzeugt an seinem Ende, kurz bevor es sich in den Sinus urogenitalis einsenkt, drüsenartige Ausstülpungen (Vesiculae seminales), die bei Nagern und Insektenfressern (Fig. 224 *Sb*) eine ganz excessive Entwicklung erfahren können.

Jenseits von dieser Stelle werden die Samenleiter als Ductus ejaculatorii bezeichnet.

Ausser ihnen münden bei manchen Säugern Rudimente der Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis.

Beim Menschen erhält sich nur das unterste (hinterste) Ende

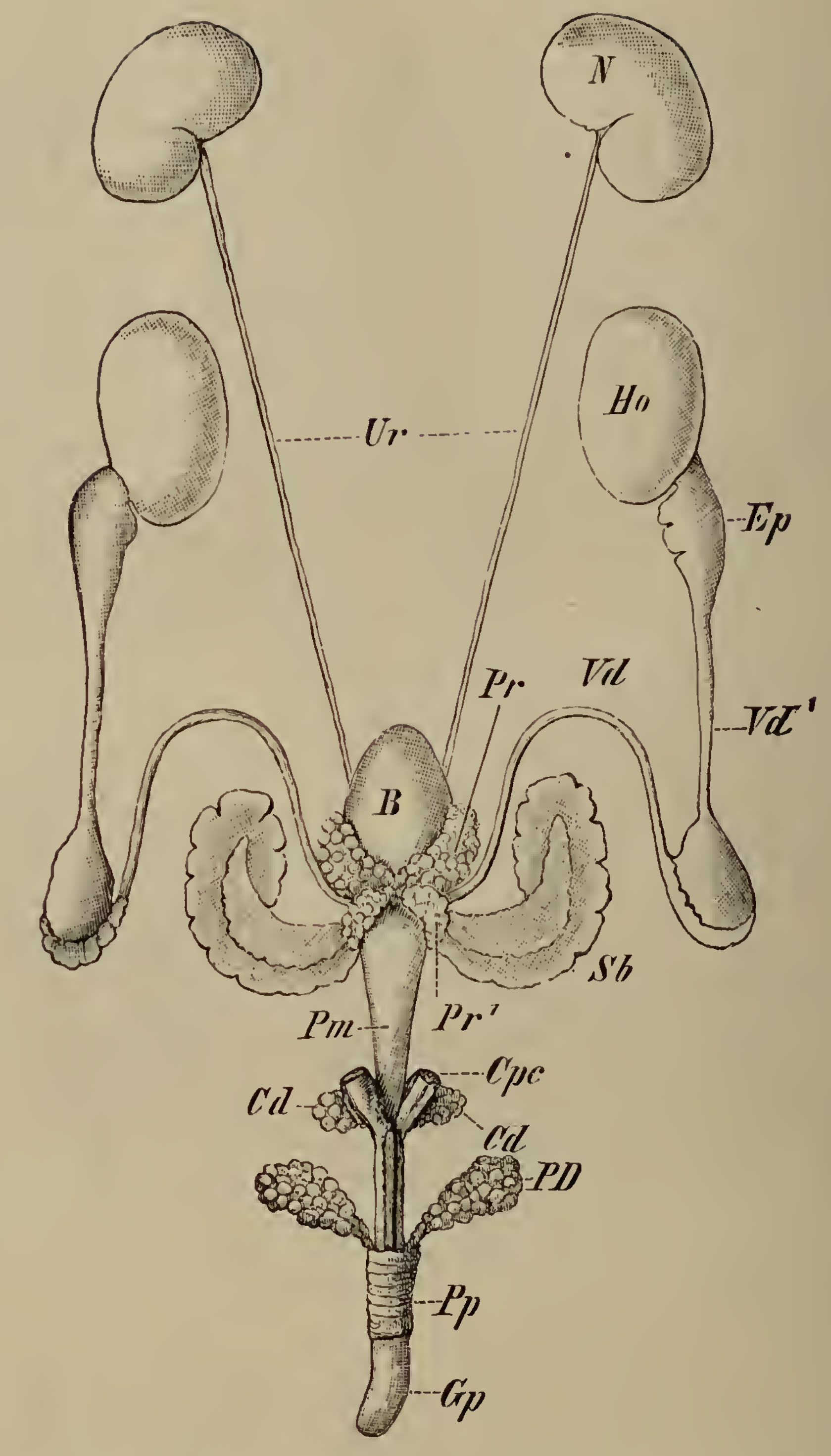


Fig. 224. Männlicher Urogenital-Apparat des Igels.
N Niere, *Ur* Ureter, *B* Harnblase, *Pm* Pars membranacea der Harnröhre, *Cpc* Corpora cavernosa, *Pp* Praeputium, *Gp* Glans penis, *PD* Praeputialdrüsen, *Cd* Cowpersche Drüsen, *Pr*, *Pr*1 Die verschiedenen Lappen der Prostata, *Sb* Samenblasen, *Ho* Hoden, *Ep* Epididymis, *Vd*, *Vd*1 Vas deferens.

derselben und zwar unter der Form eines unpaaren, in eine accessorische Geschlechtsdrüse, die **Prostata**, eingebetteten Bläschens (Uterus masculinus).

Die Glandula prostatica s. Prostata, welche den Sinus urogenitalis mehr oder weniger vollkommen umgibt, besteht aus Drüsenschläuchen, die durch fibröses und musculöses Gewebe vereinigt werden und die ihr Sekret in den Urogenitalsinus entleeren (vergl. Fig. 211 A—C.

Begattungsorgane.

Aeussere Begattungsorgane, im Sinne der höheren Wirbelthiere' finden sich in der Reihe der Fische nicht einmal spurweise vertreten, dagegen wird bei männlichen Selachiern ein modificirter Abschnitt der Bauchflosse als Copulationsorgan verwendet („Pterygopodium"). Es handelt sich um eine Anzahl beweglich untereinander verbundener, von einer Rinne durchzogener Knorpelstückchen, die aus Flossenstrahlen hervorgegangen zu denken sind.

Diese werden in zusammengeklapptem Zustand in die weibliche Cloake und von hier aus weiter in den Eileiter eingeschoben; dort werden sie durch einen besonderen Muskelmechanismus ausgebreitet, worauf der Samenerguss in den so künstlich erweiterten Oviduct erfolgt. In Verbindung mit diesem, nach Art gewisser chirurgischer Instrumente gebauten Apparat steht eine von Muskelfasern umspannte Drüse, welche durch eine sackartige Einsenkung des Integumentes gebildet wird und die in ihrem histologischen Verhalten an die Bürzeldrüse der Vögel erinnert.

Unter den Amphibien, wo es bei Urodelen während der Fortpflanzungszeit in der Regel nur zu einer starken Schwellung der Cloakenlippen kommt, besitzen einzig und allein die männlichen Gymnophionen ein wirkliches, äusseres Begattungsorgan und zwar wird dasselbe durch die, eine Länge bis zu fünf Centimentern erreichende, ausstülpbare und unter der Herrschaft einer reich entwickelten Muskulatur stehende Cloake dargestellt.

Bei den Reptilien finden sich zwei Arten von Begattungsorganen; die eine besitzen die Saurier und Schlangen, die andere die Schildkröten und Crocodilier und an letztere schliesst sich diejenige der straussenartigen Vögel.

Was zunächst die erstere betrifft, so handelt es sich um zwei, ausserhalb der Cloake, unter der Haut der Schwanzwurzel liegende, erectile Ruthen. Diese können durch einen complicirten Muskelmechanismus in die Cloake hereingezogen und von hier aus ausgestülpt werden, worauf dann der Abfluss des Samens in einer spiralig verlaufenden Furche erfolgt.

Auch bei weiblichen Thieren — und dies gilt auch für Chelonier und Crocodilier — finden sich diese Organe, wenngleich in schwächerer Entwicklung. Sie werden als **Kitzler** oder **Clitoris** bezeichnet.

Bei den Ratiten, sowie auch bei manchen Carinaten (z. B. bei Schwimmvögeln) besteht das Copulationsorgan aus einem ausstülpbaren, durch zwei fibröse Körper gestützten Rohr, welches in der Ruhelage auf der linken Seite der Cloake in vielen Windungen aufgewickelt ist. Das ausgestülpte Organ wird durch ein elastisches Band wieder zurückgezogen.

Die Copulationsorgane der Säuger zerfallen in zwei Gruppen;

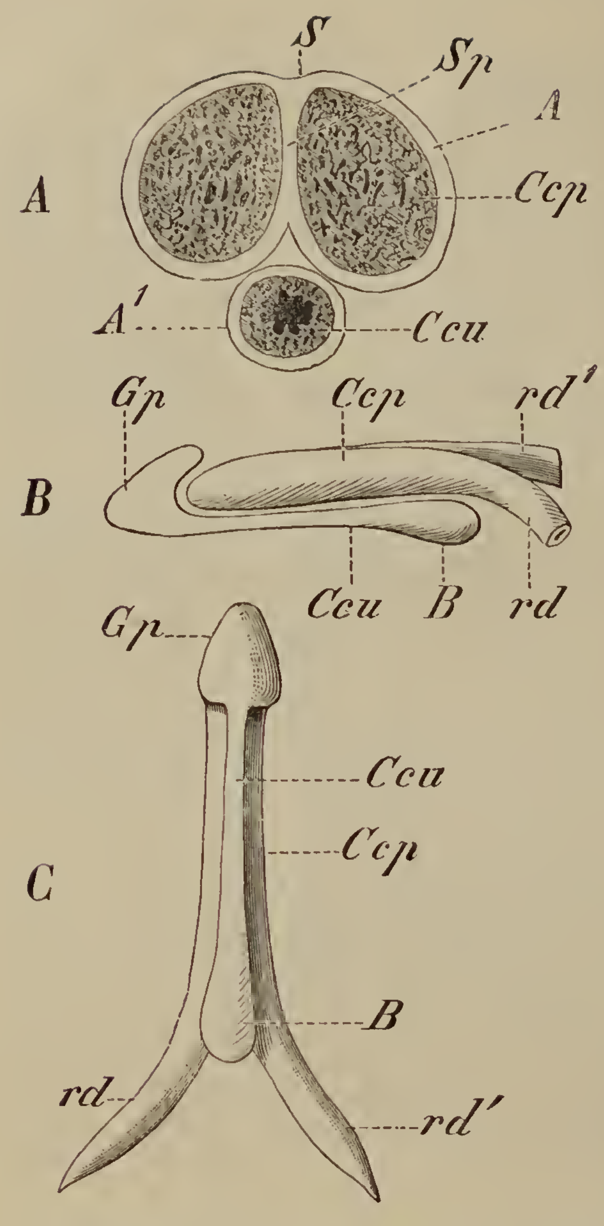


Fig. 225. Die Ruthe des Menschen, halbschematisch dargestellt. **A** Im Querschnitt. **B** Von der Seite. **C** Von der Ventralseite.

A Albuginea penis, *A*¹ Albuginea urethrae, welche bei *Sp* ein Septum erzeugt, *S* Sulcus dorsalis penis, *Ccp* Corpus cavernosum penis, *Ccu* Corpus cavernosum urethrae, das sich bei *Gp* zur Glans penis entwickelt und bei *B* eine zwiebelartige Auftreibung (Bulbus) erzeugt, *rd*, *rd*¹ Radices penis resp. corpor. cavern. penis.

in die eine gehören diejenigen der Monotremen, in die andere die der übrigen Säugethiere. Von den letzteren bilden diejenigen der Marsupialier wieder eine Unterabtheilung; bei allen ist der weibliche Apparat, wenn auch in der Regel kleiner entwickelt und von der Harnröhre nicht durchbohrt, genau nach dem Typus des männlichen gebaut.

Während es sich bei Monotremen um einen an der Grenze zwischen Sinus urogenitalis und Cloake entspringenden und mit der ventralen Seite der letzteren verwachsenen Sack handelt, in welchem das Zeugungsglied geborgen liegt, entsteht letzteres bei den übrigen Säugern aus dem an der vorderen Cloakenwand hervorwachsenden **„Genitalhöcker“**. An seiner Unterseite trägt dieser eine, zur Mündung des Urogenitalsinus führende Rinne, die sich entweder, wie beim weiblichen Geschlecht, zeitlebens erhält, oder die zum Canal abgeschlossen wird, wodurch der Sinus urogenitalis eine bedeutende, röhrenartige Verlängerung erfährt. Im letzteren Fall, der stets nur das männliche Geschlecht betrifft, entwickeln sich drei, im ersteren nur zwei cylindrische, aus cavernösem Gewebe gebildete, durch ein Faserwerk unter einander verbundene und theilweise von Muskeln überzogene Schwellkörper, die dem Geschlechtsglied während der Copulation die nöthige Rigidität verleihen (Figur 225 *Ccp*, *Ccu*).

Am vorderen Ende des Gliedes bildet sich die, starken formellen Schwankungen unterliegende Eichel (*Gp*) (Glans penis resp. clitoridis), welche in einer Hautduplicatur, der Vorhaut (Praeputium) steckt und mit den sogen. Wollustkörperchen [einer besonderen Art von Tastkörperchen] versehen ist.

Endlich sei noch der accessorischen, bei Männchen unter dem Namen der Praeputial- und Cowper'schen-, bei Weibchen

unter dem der Bartholini'schen Drüsen bekannten Apparate gedacht (vergl. Fig. 224 *Cd, PD*). Alle diese Organe münden zusammt der Prostata, welche in dieselbe Categorie gehört, an verschiedenen Stellen in die Copulationsorgane ein und sind stets paarig angeordnet.

Litteratur. G. Balbiani, *Leçons sur la génération des Vertébrés. Paris 1879.* E. van Beneden, *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand, Leipzig und Paris 1883.* M. Fürbringer, *Zur vergl. Anatomie und Entw.-Geschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morphol. Jahrb. Bd. IV. 1878. (Enthält zugleich ein ausführl. Litteraturverzeichniss).* V. Hensen, *Physiologie der Zeugung. Handbuch der Physiologie von* L. Hermann. *Bd. VI. 2. Thl.* Lereboullet, *Rech. sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés. Nov. act. Acad. Leop.-Carol. etc. 1851.* C. Semper, *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. Arbeiten a. d. zool. zootom. Inst. z. Würzburg. Bd. II. 1875.* W. Waldeyer, *Eierstock und Ei. Leipzig 1870.* A. Weismann, *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Mit Atlas. Jena 1883.* J. Brock, *Beitr. zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morphol. Jahrb. Bd. IV. 1878.* J. W. Spengel, *Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. a. d. zool. zootom. Institut d. Universität Würzburg. Bd. III. 1876.* M. Braun, *Das Urogenitalsystem der einheim. Reptilien. Ebendaselbst Bd. IV. 1877.* A. Brass, *Beitr. z. Kenntniss des weiblichen Urogenitalsystems der Marsupialier. Inaug.-Dissert. Leipzig 1880.* E. Pflüger, *Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863.*

Vergl. auch die Lehrbücher über menschliche Anatomie von J. Henle *und* Quain-Hoffmann.

Register.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

